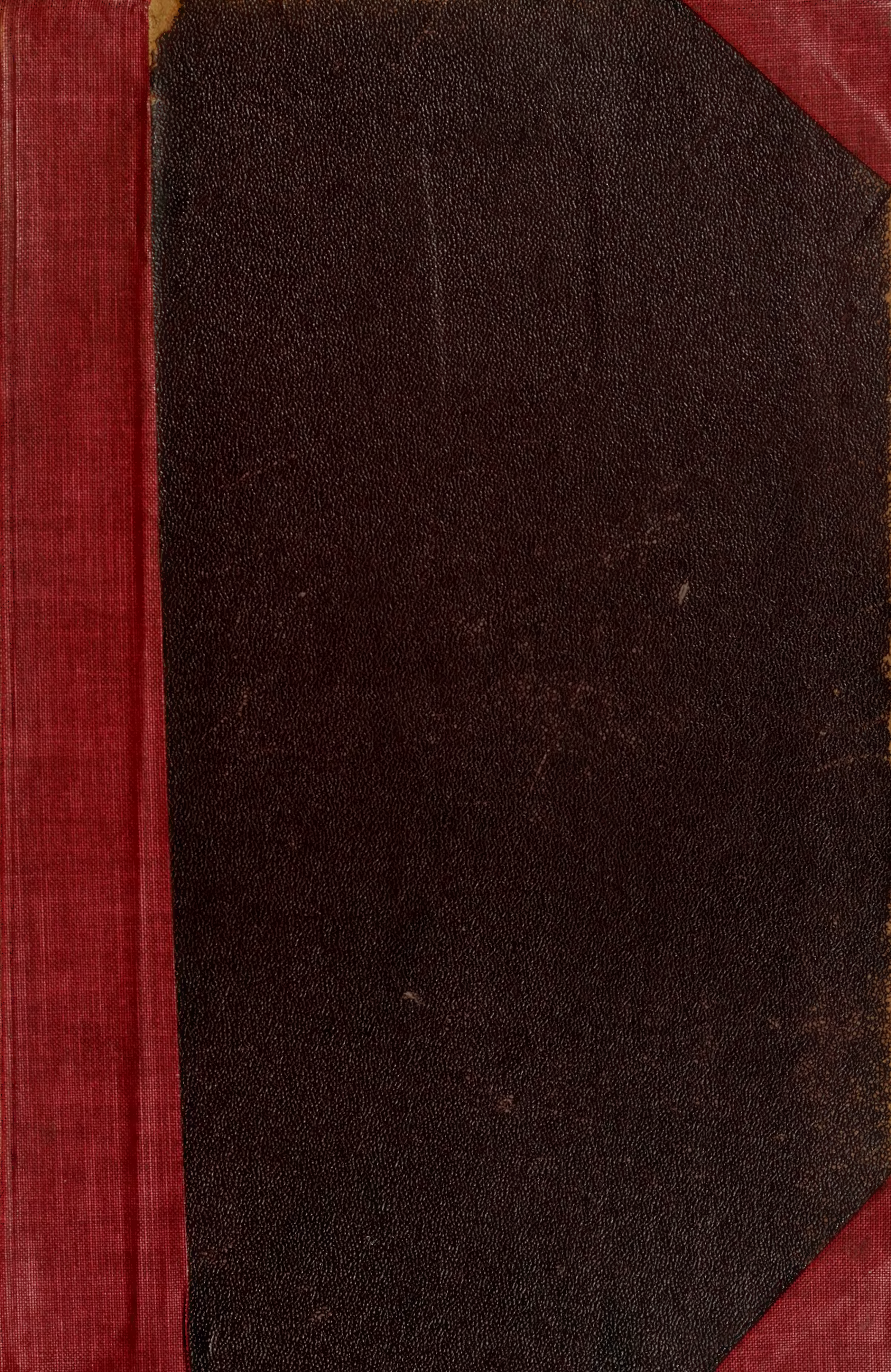
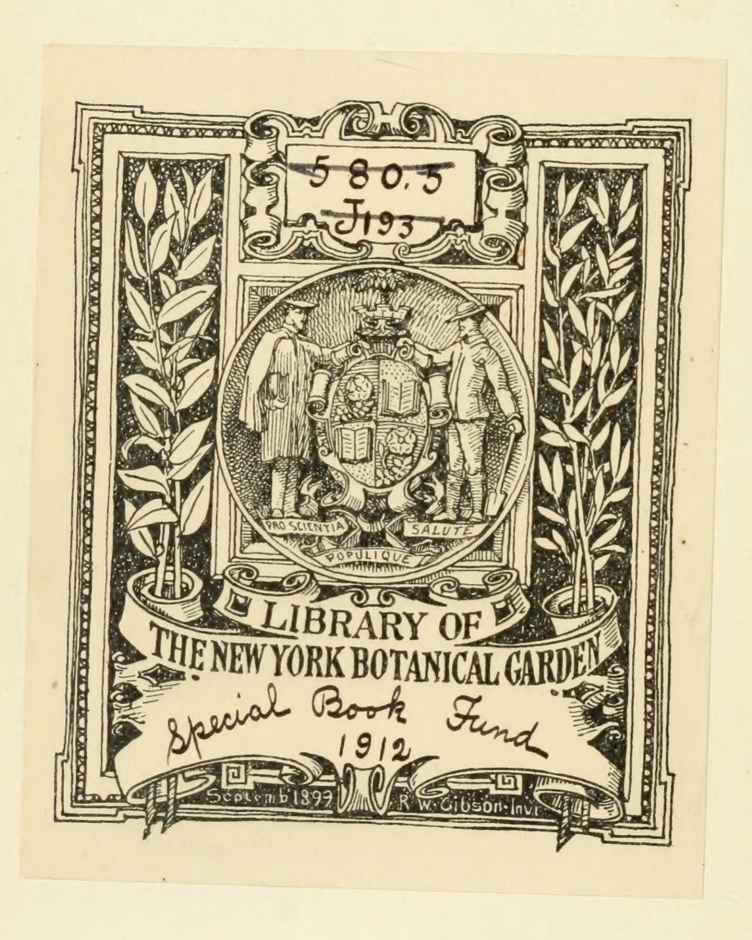
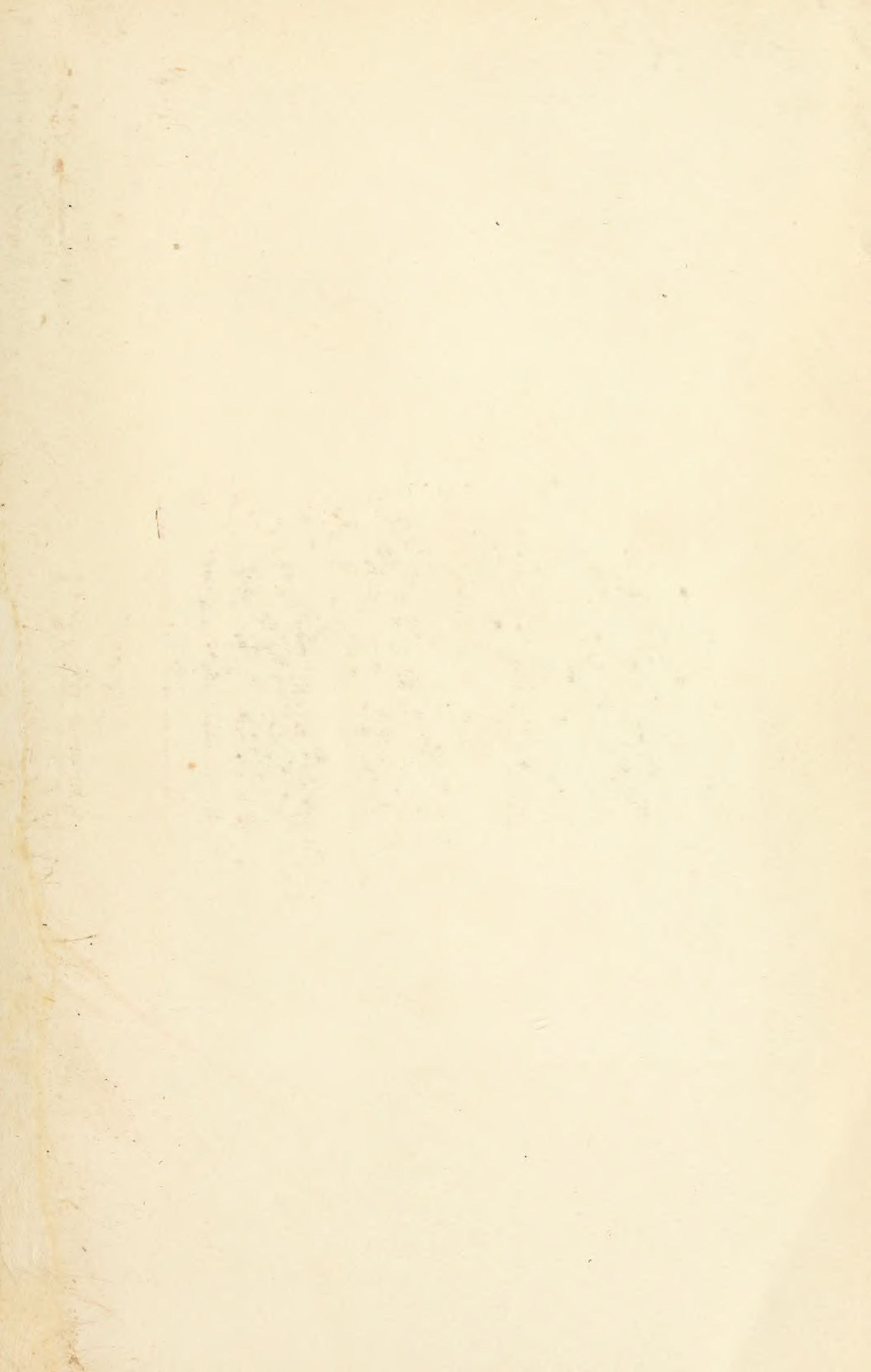



580.5
J193
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Special Book Fund
1912
Septemb 1899
R.W. Gibson. Invt





JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Vierzigster Band
Mit 1 lithographierten Tafel und 74 Textabbildungen

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1904

Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

Inhalt.

Mit einer Tafel:



Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.



Über die
Beeinflussung der Entwicklung einiger Schimmelpilze durch ihre Stoffwechselprodukte.

Von

Jacob Nikitinsky.

Mit 6 Kurventafeln.

I. Einleitung.

Obige Frage zerlegt man für ihre Beantwortung am besten in zwei kleinere und versucht erstens die Anwesenheit eines solchen Einflusses von Stoffwechselprodukten bei verschiedenen Ernährungsbedingungen zu konstatieren und zweitens unter all den möglichen Stoffwechselprodukten in jedem einzelnen Falle die ausfindig zu machen, durch deren Wirkung diese Beeinflussung hervorgerufen worden ist. Unsere Kenntnisse über die Stoffwechselprodukte der Schimmelpilze sind bis jetzt sehr gering[1]). Unsere Aufgabe konnten wir darum auch nicht dadurch vereinfachen, daß wir den direkten Einfluß von verschiedenen schon bekannten Stoffwechselprodukten einfach durch deren Zusatz zu dem Substrat genau verfolgten[2]).

Von vornherein könnte man vielleicht eher die Voraussetzung annehmen, dass durch die Stoffwechselprodukte immer eine hemmende Wirkung auf das Pilzwachstum ausgeübt wird[3]). So

1) Vergl. im allgem.: Pfeffer, Pflanzenphys., II. Aufl., I, §§ 78—94; speziell: Wehmer, Botan. Ztg. 1891; Butkewitsch, Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVIII, 1902; Puriewitsch, Ber. d. D. botan. Ges., 16, 1898.

2) Obiges wurde nur für die von Wehmer ausführlich untersuchte Oxalsäure ausgeführt.

3) Erinnern wir uns hier z. B. der hemmenden Wirkung, welche, abgesehen von deren Ursache (chemisches Gleichgewicht oder nicht), fast alle Produkte von enzymatischen Reaktionen auf den Reaktionsverlauf aufweisen. Da aber diese Reaktionen eine hervorragende Rolle im Stoffwechsel und damit auch in der Ausbildung der Leibessubstanz spielen, so muß schon durch deren Hemmung die Pilzentwicklung natürlich auch gehemmt werden. Wenn also die Schimmelpilze in der Kulturflüssigkeit irgend welche Produkte enzymatischer

sagt zB. Duclaux[1]) bei dieser Gelegenheit: „Tout ce qu'on peut dire de général à ce sujet, c'est que le milieu que se crée le microbe est pour lui de moins en moins nutritif, de plus en plus antiseptique.“

Wir werden aber sehen, daß diese Annahme für unsere Schimmelpilzarten nicht immer die richtige ist. Auch für einige Bakterienarten ist es bekannt (Cholera-, Tuberkel-Bazillus)[2]), daß sie durch ihre eigenen Stoffwechselprodukte in ihrer Entwicklung nicht gehemmt, sondern im Gegenteil stark begünstigt werden. Ich habe mich in dieser Arbeit nur auf die möglichst exakte Lösung der Frage nach der Beeinflussung durch die Produkte der Erzeugung von trockner Pilzsubstanz beschränkt; die Beeinflussung von verschiedenen andersartigen Funktionen[3]) habe ich dabei vollständig unbeachtet gelassen.

Ich erachte es als eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Prof. W. Pfeffer, in dessen Institut die vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die geneigte Überlassung der reichlichen Hilfsmittel des Leipziger botanischen Instituts, sowie für seine liebenswürdige Bereitwilligkeit, mir stets mit Rat und Tat beizustehen.

Auch Herrn Dr. P. Klemm danke ich herzlich für sein bereitwilliges Entgegenkommen.

II. Methodisches.

An dieser Stelle habe ich nicht viel zu sagen; nur einige notwendige Bemerkungen will ich hier machen. Fast alle Kulturen wurden in Erlenmeyerschen Kolben von verschiedenen Größen angestellt[4]).

Umwandlungen und Zerspaltungen anhäufen, so dürfen wir eine Wachstumshemmung erwarten. Über die Beeinflussung der enzymatischen Reaktionen durch ihre Produkte vergl. z. B. Tammann, Zeitschr. f. physiol. Ch. (Hoppe-Seyler), III, 1889; XVI, 1892; Bredig, Ergebnisse der Physiologie, I. Abt., p. 134. Herausgegeb. v. Ascher & Spiro 1902 (Wiesbaden), hier auch die Literaturangaben.

1) Duclaux, Trait. d. microbiol., I, 236; vergl. auch ebenda III, 519.

2) Buchner, Münch. ärztl. Intelligenzbl., 1885, No. 50. Carnot, C. R. soc. biol. 1898, 765. Literaturangaben bei Wassermann und Kolle, Handbuch d. pathog. Mikroorg. 1902, 1. Lief., p. 123.

3) Wie z. B. der Atmung, Oxalsäurebildung, Schnelligkeit des Wachstums u. a.

4) Wo dies nicht der Fall war, ist es überall in den Tabellen oder bei der Versuchsbesprechung besonders erwähnt.

Als Temperatur wandte ich: für *Aspergillus niger*-Kulturen gewöhnlich 25—26° C., für alle andern Spezies 22—23° C. an. Als Objekte benutzte ich hauptsächlich (besonders in allen etwas genaueren quantitativen Versuchen) *Aspergillus niger van Tieg*, einerseits wegen dessen rascher und guter Entwicklung und der Bequemlichkeit, welche dessen Decken für verschiedene Manipulationen darbieten, anderseits aber (und hauptsächlich) wegen der Leichtigkeit, mit der er sich bestimmen und genau identifizieren läßt; ferner wegen seiner physiologischen Stabilität[1]).

Unter anderen Pilzen wurden von mir *Penicillum glaucum Link.*[2]), *Penicillium griseum Bonord.*, *Mucor stolonifer Ehrenb.*, *Aspergillus flavus Link.*, *Saccharomyces rosaceus* Frankl. und *Saccharomyces cerevisiae* verwendet.

Als Normal-Nährsalzlösung wurde folgende angenommen[3]):

KH_2PO_4 — 0,5 %
$MgSO_4$ — 0,25 „
KCl — 0,05 „ und 2 Tropfen pro

100 ccm von 5%iger Eisenchloridlösung.

In den Tabellen ist durch „Lösung A“ folgende Lösung bezeichnet:

Zucker — 40 %
NH_4NO_3 — 10 „
KH_2PO_4 — 5 „
$MgSO_4$ — 2,5 „
KCl — 0,5 „

„Lösung B“ ist „Lösung A“ ohne Zucker, und „Lösung C“ ist Lösung B ohne NH_4NO_3. Die Kulturdauer schwankte in verschiedenen Versuchen sehr stark und ist überall angegeben.

Die Kulturen standen bei erwähnten Temperaturen im Wärmezimmer des Instituts unter Lichtabschluß.

Es wurde gewöhnlich nur eine einmalige Sterilisierung von 30 Min. im Kochapparat bei 100° C. vorgenommen. Bei gewöhnlichen

1) Vergl. auch Czapek, Beiträge zur chem. Physiol. und Pathol. Zeitschr. f. Gesamtbiochemie 1902, 542. — Daß das für Versuche so beliebte *„Penicillium glaucum“* eine Sammlung von physiologischen Varietäten darstellt, halte ich für mehr als wahrscheinlich.

2) Da die Bestimmung der *Penicillium*-Arten sehr große Schwierigkeiten darbietet, so kann ich für die Richtigkeit dieser beiden Spezies nicht bürgen. Hier fühle ich die angenehme Pflicht, Herrn Dr. Gießler für gütige Hilfe in allen Bestimmungsschwierigkeiten meine Dankbarkeit auszusprechen.

3) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphys. I, 375.

Kulturflüssigkeiten mit saurer Reaktion genügt dies für Schimmelpilze vollständig: nur bei Versuchen mit Pepton und bei solchen mit neutraler oder alkalischer Reaktion (und bei allen Versuchen mit Bakterien und Hefen) wurde dreimalige fraktionierte Sterilisierung (nach je 24 Stunden 15 Minuten) angewendet.

Da es sich gewöhnlich um eine ganze Reihe von aufeinanderfolgenden Kulturen in einer und derselben Kulturflüssigkeit handelte, so mußte ich nach jeder Kultur die Flüssigkeit vom Mycelium abfiltrieren, zu dem Filtrat frische Nährstoffe hinzufügen und alles von neuem sterilisieren.

Hier drängen sich uns folgende Fragen auf.

Da die Konzentration der Nährstoffe mit der Zahl der Kulturen durch die stetigen Zusätze stark zugenommen haben kann[1]), so müßen wir vor allem den möglichen Einfluß dieser Konzentrationsschwankungen genau präzisieren, um beurteilen zu können, ob bei unseren Versuchen durch die Änderung der Konzentration kein nennenswerter Fehler eingeführt wird, also mit anderen Worten, um die Genauigkeit unserer Methode feststellen.

Die Beantwortung dieser Fragen finden wir in den Versuchen I, II und III.

Versuch I[2]) zeigt uns, welchen Einfluß die allmähliche Erhöhung der Konzentration aller Nährstoffe auf das Erntegewicht ausüben kann: gleichzeitig lehrt er uns, daß in den Kulturen von *Aspergillus niger* sogar mit 20% (= 10 g in 50 ccm) Zucker, in unseren Bedingungen, die ganze Menge des Zuckers nach 16 Tagen verschwindet. Also, wenn wir jetzt nach der Kultur von *Aspergillus niger* unter ähnlichen Kulturbedingungen wieder das anfängliche Zuckerquantum hinzufügen, so werden wir keine Erhöhung der Zuckerkonzentration bekommen.

Versuch II[3]) zeigt, inwieweit eine Konzentrationserhöhung aller Nährstoffe mit Ausnahme des Zuckers die Pilzentwicklung zu beeinflussen imstande ist.

Wir sehen, daß dieser Einfluß ein verhältnismäßig geringer ist[4]). Die Erhöhung der Nährsalzkonzentration um das 10fache verursacht nur kleine Schwankungen in den Erntegewichten.

---

1) Wir kennen ja den Verbrauch an Nährstoffen im Laufe der Pilzkultur nicht und können darum nicht genau die verschwundene Menge ersetzen.

2) Siehe in den Tabellen.

3) idem.

4) Vergl. Wehmer, Botan. Ztg. 1891, 424.

Zuckerkonzentration	20 %			3 %	
Salzkonzentration	Norm.[1]	7 Norm.	10 Norm.	Norm.	10 Norm.
Erntegewicht	1,056 g	1,229 g	0,903 g	0,412 g	0,352 g

Also: 1. Eine mögliche Erhöhung der Konzentration der Nährsalze (inkl. NH_4NO_3) brauchen wir überhaupt nicht besonders zu fürchten;

2. eine Erhöhung der Zuckerkonzentration kann wegen des vollständigen Zuckerverbrauchs bei niederen Zuckerkonzentrationen in den meisten Fällen (unter unseren Bedingungen) nicht auftreten.

Versuch III und IV zeigen, daß, wenn wir in dem Versuch eine Erhöhung der C Quelle-Konzentration glauben erwarten zu können, wir das nicht unbeachtet lassen dürfen, da ihre Wirkung, besonders bei niederen Konzentrationen, eine sehr starke sein kann. Es wäre vielleicht noch möglich, daß die Sterilisierung bei 100° C. einige Veränderungen in der Kulturflüssigkeit und vielleicht gerade bei den uns interessierenden Stoffen verursachen und einige Eigenschaften der Kulturflüssigkeit ändern und zerstören könnte. Es wurden darum einige Parallelversuche mit heißer, kalter Sterilisierung[2]) (Filtrieren durch Chamberlandsche Filter) und überhaupt ohne jede solche angestellt.

In keinem Fall konnte ich irgend einen Unterschied der Resultate dieser Parallelversuche konstatieren.

Die Aziditätsbestimmung in den Kulturflüssigkeiten fand durch Titrieren mit einer normalen (zuweilen auch dezinormalen) Lösung von NaOH und mit Methylorange, resp. mit Methylviolett statt[3]).

Über das Methodische bei den Versuchen, wo der Zuckergehalt einer analytischen Kontrolle unterworfen war, siehe S. 72—77.

1) Normal = KCl — 0,038 %,
NH_4NO_3 — 0,77 %,
KH_2PO_4 — 0,38 %,
$MgSO_4$ — 0,19 %.

2) Hier fand nach jeder Kultur eine sterile Herausnahme von Pilzdecken mit sterilisierten Pinzetten im sterilen Raum und darauf ein Zusatz von sterilisierter Lösung A statt. Auf solche Weise wurden z. B. im Vers. V Kolben NN 6 und 7 angestellt.

3) Methylorange weist, wie bekannt, alle freien Säuren nach, zeigt aber saure Salze (bei uns z. B. schon KH_2PO_4) und Kohlensäure nicht an. Methylviolett weist nur starke Säuren (also alle anorganischen Säuren, die in der Kulturflüssigkeit vorkommen können) nach: von organischen Säuren nur die Oxalsäure. Wenn also die Resultate von Paralleltitrierungen mit Methylorange und Methylviolett übereinstimmen und die Abwesenheit der Oxalsäure durch Ausfällen als $CaC_2O_4 \cdot H_2O$ nachgewiesen ist, müssen wir die Gesammtazidität den starken, anorganischen Säuren zuschreiben. Das Titrieren mit

Die Zuckerbestimmung nach Soxhlets titrimetrischer Methode siehe bei König[1]).

Bezüglich der Methodik der Oxalsäurebestimmung verweise ich auf die Wehmersche Arbeit[2]).

Das Trocknen der Pilzdecken wurde meistens auf den getrockneten und gewogenen Filtern, nach dem Abfiltrieren der Kulturflüssigkeit und Auswaschen mit Wasser vorgenommen. Große und dichte Pilzdecken wurden ohne Filter getrocknet. Das Trocknen fand bei 100° während einer Dauer von 24 Stunden statt. Darauf folgte Abkühlung in dem Exsikkator und Wägung bis zu 2,5—3 Dezimalen.

A. Die Beeinflussung der Pilzentwicklung durch die Ausscheidung von Stoffwechselprodukten und andersartigen Veränderungen in der Kulturflüssigkeit bei verschiedenen Ernährungsbedingungen.

Daß die Stadien des Stoffwechsels eines Organismus, die zu der Ausbildung und Ausscheidung aplastischer Endprodukte führen, durch die chemische Natur der Nährstoffe sehr stark und zuweilen auch in ihren wesentlichsten Zügen beeinflußt werden können, ist ohne weiteres klar[3]).

Denn den Hefen zB. ist ihre charakteristische Fähigkeit Alkohol zu bilden genommen, sobald ihnen keine gärfähige Zuckerart zur Verfügung gestellt ist.

Das gleiche gilt auch für alle anderen Gärungen, da sie in den meisten Fällen nur für sehr wenige Stoffe spezifiziert sind.

Weiter bilden die Schimmelpilze z. B. Oxalsäure aus sehr vielen C-Verbindungen, nicht aber aus freien organischen Säuren[4]).

Der Konsum an Kohlenstoff aus N-haltigen organischen Verbindungen (wie zB. aus Pepton, Tyrosin, Leucin, Asparagin usw.)

Methylviolett ist sehr schwer (unscharf), und von genauer Titrierung kann gar keine Rede sein; durch Übung aber ist es möglich, eine für unsere Zwecke ganz genügende Genauigkeitsgrenze zu erreichen. — Über Methylviolett vergl. Detmer, Botan. Ztg., 1884, 79. Salkowsky, Ber. d. d. chem. Ges., Refer. 1902, 343.

1) J. König, Die Untersuch. landwirtschaftlich und gewerblich wichtiger Stoffe, 1891, 227.

2) Wehmer, Botan. Ztg. 1891, 272—276—280.

3) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphys. I, 442.

4) Wehmer, Botan. Ztg. 1891, 332.

setzt die Bildung von N-haltigen Endprodukten voraus[1]); Zuckerzusatz ruft in diesen Fällen eine sehr starke Veränderung in den Stoffwechselprodukten hervor; ebenso einige andere Veränderungen in den Kulturbedingungen. Durch die zweckmäßige Auswahl der C-Quellen sind wir imstande, den Pilz nach unserem Belieben arbeiten und, je nachdem, saure resp. alkalische Reaktion in der Kulturflüssigkeit walten zu lassen[2]), was schon notwendigerweise auf die spätere Pilzentwicklung einen bestimmten Einfluß haben muß.

In solchen Fällen, wo, wie zB. bei Zerspaltung einiger Glycoside im Stoffwechsel einiger Schimmelpilze bei der Deckung des Kohlenstoffs, ein für den betreffenden Organismus giftiger Stoff abgespalten und nicht sofort weiter verarbeitet oder irgendwie unschädlich gemacht wird, müssen wir selbstverständlich eine hemmende Wirkung beobachten[3]).

Außer dem qualitativen Einfluß der C-Nahrung auf die Ausbildung der Stoffwechselprodukte müssen wir hier auch noch einen Fall, der auch wohl denkbar ist, erörtern, nämlich, wo es sich nur um quantitative Unterschiede in der Ausbildung ein und desselben Stoffwechselproduktes handelt; es kann zB. vorkommen, daß zwei C-Verbindungen bei gleichem C-Konsum aus ihren Molekülen verschiedene Mengen ein und desselben Produktes liefern; wenn nun dieses auf den betreffenden Pilz schädlich wirkt, so werden wir nicht imstande sein, gleiche Gesamtgewichte der Pilzsubstanz auf beiden ernten zu können.

Anderseits aber können wir auch zwei solche C-Quellen voraussetzen, die gleiche Quantitäten (pro Moleküle) von gleichen Stoffwechselprodukten beim C-Konsum liefern, aber eine verschiedene Nährfähigkeit besitzen; in diesem Fall müssen wir erwarten (wenn diese Produkte auch giftig sind) gleiche Gesamtgewichte, aber in ganz verschiedenen Zeiträumen zu erhalten.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphys. I, 460. Wehmer, l. c., p. 331. Wehmer, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 9, 1891, p. 172. Butkewitsch, Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVIII, 1902. Siehe auch für Bakterien z. B. Duclaux, Traité d Microbiol., IV, 165.

2) Pfeffer, l. c., 490. Wehmer, Ber. d. D. botan. Gesellsch. 1891, 9, 172; Botan. Ztg. 1891, 295. Butkewitsch, l. c., p. 153—165. Vergl. auch Nägeli, Botan. Mitteil. 1881, III, 283. Zöller, Botan. Jahresber. 1874, 213. Stutzer, ebenda 1874, 117. Timpe, Zentralbl. f. B., 1893, XIV, 845. Beyerink, ebenda 1891, IX, 781. Pitruschky, ebenda 1890, VI, 659; 1891, VII, 49.

3) Vergl. Puriewitsch, Ber. d. D. botan. Ges., 15, 1898, 371.

Was nun den Einfluß der N-Quelle anbelangt, so sind hier fast dieselben allgemeinen Betrachtungen wie bei den C-Quellen gültig. Die N-Nahrung kann die verschiedensten Veränderungen im Stoffumsatz hervorrufen. Mit NH_4NO_3, Pepton, Ammonoxalat, Ammonphosphat, Salpeter und einigen anderen N-Verbindungen als N-Quelle bildet *Aspergillus niger* Oxalsäure mehr oder weniger reichlich, nicht aber (unter gleichen übrigen Kulturbedingungen) mit NH_4Cl und $(NH_4)_2SO_4$ [1]. Wenn ferner dem Pilz ein Salz des Ammoniaks bezw. irgend einer organischen N-haltigen Base mit einer Säure als N-Quelle zur Verfügung steht, so wird mit dem N-Konsum aus den Molekülen die Säure disponibel werden; und, je nachdem der Pilz die Fähigkeit besitzt diese Säure im Stoffwechsel weiter zu verarbeiten resp. zu neutralisieren oder nicht, wird sie entweder in der Kulturflüssigkeit angehäuft oder nicht. Im ersten Falle müssen wir selbstverständlich eine von dem Dissoziationsgrad [2]) der betreffenden Säure abhängige, bestimmte Beeinflussung der Pilzentwicklung beobachten.

Umgekehrt wird bei dem N-Konsum aus den Salzen, wo der N der Säure angehört (zB. aus Nitraten), die betreffende Base disponibel; und hier kann auch entweder eine Anhäufung der Base oder eine weitere Verarbeitung [3]) (resp. Neutralisierung) stattfinden.

Außerdem können die C-Quellen und ebenso wohl die N-Quellen auch einen indirekten Einfluß durch ihre Eignung, als C- resp. N-Quelle zu dienen, ausüben. Gute C- resp. N-Quellen gestatten eine bessere Entwicklung mit einer und derselben N- resp. C-Quelle als schlechtere.

Durch die Eignung eines Nährstoffes wird der Konsum von anderen Nährstoffen geregelt, und das kann nicht ohne Bedeutung für den Stoffumsatz, besonders in quantitativer Hinsicht bleiben.

---

1) Wehmer, Botan. Ztg. 1891, 340.

2) Siehe Pfeffer, Pflanzenphys. II, 351.

3) zB. bei dem N-Konsum aus NH_4NO_3, obgleich der Nitrat-N auch verbraucht wird, finden wir wegen eines noch größeren NH_3-N-Verbrauchs keine Anhäufung von Ammoniak, sondern eine solche von freier Salpetersäure (siehe Butkewitsch, l. c., p. 213). Ähnliches kann auch bei dem N-Konsum aus den Nitraten verschiedener organischer Basen stattfinden, wo die disponibel werdende Base weiter verarbeitet sein kann (indem sie als C-Quelle dient).

B. Einfluß der Oxalsäure auf die Pilzentwicklung[1]).

Die Oxalsäure stellt bekanntlich das verbreitetste aplastische Stoffwechselprodukt der Schimmelpilze dar. Die verschiedensten Bedingungen für ihre Ansammlung sind in der ausführlichen Arbeit von Wehmer[2]) erschöpfend untersucht, und es blieb uns nur übrig, die Giftigkeit der Oxalsäure für unsere Organismen etwas eingehender zu präzisieren. Augenscheinlich wirkt die Oxalsäure, wie die meisten anderen Säuren[3]), nur durch ihre H-Ionen schädlich, da die Salze der Oxalsäure, z. B. Kaliumoxalat oder Ammoniumoxalat, bis zu einem sehr großen Gehalt ohne Einfluß auf die Pilzentwicklung bleiben[4]), während die freie Säure schon bei einem geringen Gehalt hemmend wirkt[5]); das heißt, die Hemmung wird nicht durch das Säure-Ion, sondern durch das H-Ion verursacht.

Die starke schädliche Wirkung der Oxalsäure, die der der anorganischen Säuren sehr nahe kommt, wird dadurch ganz verständlich, daß sie gegenüber den übrigen organischen Säuren sehr stark dissoziierbar ist[6]).

In der folgenden Tabelle sind die Resultate meiner Versuche über die Giftigkeit der Oxalsäure zusammengefaßt. Die erste horizontale Zeile gibt die Prozente der kristallinischen, umkristallisierten Oxalsäure, also der $C_2H_2O_4 + 2\,H_2O$[7]), an; die zweite die daraus berechneten Prozente der $C_2H_2O_4$.

---

1) Ueber den Einfluß der Kohlensäure vergl.: Flügge, Mikroorganismen, 1896, III. Aufl., Bd. I, 445. Pfeffer, Pflanzenphys., II, 333. Duclaux, Traité de microbiol., da, und auch bei Chapin, Flora 1902, 91, Ergänzungsband, die sämtlichen Literaturangaben. Ebenso will ich hier nicht den Einfluß des Alkohols, den viele Schimmelpilze (*Mucoraceae*) reichlich produzieren, besprechen (vergl. Hansen, Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, 1888, II, 160; Brefeld, Landw. Jahrb. 1876, V, 305; Pasteur, Étude sur la bière, 1876, 133; Lesage, Ann. des sc. nat., 1897, VII. Ser., III B, 151; Fitz, Ber. d. D. chem. Ges. 1875, 1876; Gayon, Ann. d. chem. et d. phys., ser. V, t. XIV, 258; Calmette, Ann. d. l'I. Past. 1892, 504.

2) Botan. Ztg. 1891; Ber. d. D. botan. Ges. 1891. Vergl. auch Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, XXVIII, 212. Butkewitsch, ebenda, XXXVIII, 1902.

3) Pfeffer, Pflanzenphys. II, 351.

4) Vergl. z. B. Wehmer, Botan. Ztg. 1891, Tab. C., NN 113, 114. In einigen meiner Versuche beobachtete ich keine Entwicklungshemmung bei 5% Kalium- resp. Ammoniumoxalat (für *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum*); umgekehrt sogar eine merkliche Beschleunigung gegenüber den Kontrollkulturen.

5) Wehmer, ebenda 326.

6) Vergl. Ostwald, Lehrb. d. Allgem. Chem., II, Teil I, 650.

7) Vergl. Beilstein, Org. Chem. I, 577.

5 % Traubenzucker: 1 % NH_4NO_3: 0,5 % KH_2PO_4; 0,25 % $MgSO_4$: 0,05 % KCl; Fe_2Cl_6-Spuren.

$C_2H_2O_4 \cdot 2\,H_2O = 126$ Oxalsäuregehalt krist.		0 %	0,25 %	0,50 %	0,75 %	1,00 %	1,25 %	1,50 %	1,75 %	2,00 %	2,50 %
$C_2H_2O_4$-Gehalt = 90	Dauer d. Kultur	0 %	0,179	0,357	0,535	0,714	0,892	1,071	1,249	1,428	1,785
Aspergillus niger	10 Tage	++++	+++	++	+		—	—	—	—	—
	3 Mon.	+++++	++++	+++	+++	++	++		—	—	—
Penicillium glaucum	10 Tage	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	3 Mon.	+++		—	—	—	—	—	—	—	—
Mucor stolonifer	10 Tage	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	3 Mon.	+++	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aspergillus flavus	10 Tage	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	3 Mon.	+++	+			—	—	—	—	—	—
Saccharomyc. cerevis.	10 Tage	+++	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	3 Mon.	+++	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saccharomyc. rosaceus	10 Tage	+++	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	3 Mon.	+++	—		—	—	—	—	—	—	—

Wir sehen, daß unter allen sechs untersuchten Spezies nur *Aspergillus niger* sich als verhältnismäßig resistent gegen die Einwirkung von Oxalsäure erweist, indem er noch bei 1,5 % $C_2H_2O_4 + 2\,H_2O$ nach drei Monaten ein wenn auch kümmerliches Wachstum erkennen läßt, während fast alle übrigen Organismen (außer *Aspergillus flavus*) schon bei 0,25 % keine Entwicklung mehr zeigen.

Eine schädliche Wirkung kann man aber auch bei *Aspergillus niger* bei viel geringeren Prozenten konstatieren. Zeigt dies doch schon ein Vergleich der Kulturen nach zehn Tagen und nach drei Monaten; außerdem beobachten wir bei einer Konzentration von 0,25 %, trotzdem hier doch eine gute Entwicklung eingetreten war, sogar nach drei Monaten noch keine Sporenbildung, wie auch alle Kulturen bis hinauf zu 1,5 % ganz anormal und weißkörnig sich entwickelt hatten. Bei 1,5 % z. B. wurde nach drei Monaten nur ein ganz dünnes, oberflächliches Häutchen aus ganz kleinen weißen Körnchen (ähnlich den *Saccharomyces mycoderma*-Häutchen) ausgebildet.

Die Tatsache, daß *Asp. niger* viel höhere Konzentrationen von Oxalsäure als andere Organismen zu vertragen imstande ist, bestätigt wiederum den Satz, daß ein Organismus „gegen die eigenen Produkte minder empfindlich", als gegen diejenigen von anderen Organismen ist[1]).

1) Pfeffer, Pflanzenphys. II, 333.

Aspergillus niger ist bekanntlich[1]) in einem besonders hohen Grade zu der Ansammlung von Oxalsäure befähigt, und demgemäß ist er gegen sie viel resistenter als gegen alle anderen Pilze. Es schien mir noch interessant[2]) zu prüfen, ob die Resistenzfähigkeit eines Pilzes gegen Oxalsäure bei verschiedenen Concentrationen von Nährstoffen immer die gleiche bleibt.

Aus diesen Versuchen[3]) folgt, daß Unterschiede in der Zuckerkonzentration keinen Einfluß auf die Resistenzfähigkeit von *Aspergillus niger* ausüben: bei 3% und 30% Zucker in Parallelversuchen lag die Grenze der Entwicklung nach 25 Tagen immer bei 1,25% $C_2H_2O_4 + 2\ H_2O$.

Da aber die Resistenzfähigkeit der Pilze gegen Oxalsäure (ebenso wie gegen die meisten übrigen Säuren) sich auf eine solche gegen die H-Ionen zurückführen läßt, so muß die für Oxalsäure gefundene Differenz zwischen *Aspergillus niger* und anderen Pilzarten auch für andere Säuren existieren. Tatsächlich werden wir vielmals finden[4]), daß bei *Aspergillus niger* die Ansammlung von H-Ionen in der Kulturflüssigkeit viel weiter gehen kann als bei *Penicillium glaucum* und *P. griseum*. Vergleichen wir nun die Zahlen, welche Wehmer in seinen beiden Arbeiten[5]) für die freie Oxalsäure anführt, mit unseren Resultaten, so ersehen wir, daß unter gewissen Bedingungen (genaueres siehe bei Wehmer) *Aspergillus niger* so große Quantitäten der Oxalsäure anhäufen kann, daß sie nicht nur für andere, nicht so resistente Pilze, sondern sogar auch für *Aspergillus niger* selbst entwicklungssistierend wirken müssen.

C. Einfluß der N-Quelle.

Ammoniaksalze der anorganischen und organischen Säuren.

Von den ersteren wurde von uns Ammonsulfat, Ammonchlorid und Ammonnitrat (und besonders die beiden letzten), von den zweiten weinsaures, citronensaures und oxalsaures Ammon untersucht.

1) Vergl. z. B. Wehmer, Ber. d. D. botan. Ges., 1891, 9, 163.

2) Da ich ja auch oft mit verschiedenen Konzentrationen von Nährstoffen arbeiten mußte.

3) Näher sind diese Versuche nicht angeführt.

4) Siehe z. B. Tab. p. 16 und 17.

5) Wehmer, Botan. Ztg. 1891; Ber. d. D. botan. Ges. 1891.

Der Unterschied zwischen den anorganischen und organischen Salzen ist sehr groß, während alle drei anorganischen, resp. drei organischen Salze miteinander ungefähr eine gleiche Wirkung zu haben scheinen; jedoch können wir aber auch hier einige Unterschiede konstatieren.

In einer Reihe sukzessiver Kulturen rufen im allgemeinen die anorganischen Ammonsalze früher oder später eine Hemmung resp. Verhinderung der Entwicklung, die untersuchten organischen Salze dagegen deren Beförderung hervor.

Die Ammoniaksalze der anorganischen Säuren.

Was die anorganischen Ammonsalze anbelangt, so lehren uns unsere Versuche folgendes:

In den Versuchen VI und VII wurden NH_4Cl, NH_4NO_3 und $(NH_4)_2SO_4$ in Lösungen größerer und kleinerer Konzentrationen von C-Quellen (Zucker und Glyzerin) mit *Aspergillus niger* untersucht; die Hauptresultate sind in den folgenden zwei Tabellen zusammengestellt.

Vers. VII. Zucker 32%; Glyzerin 20%; *Aspergillus niger*. Vol. = 50 ccm (veränderl.), t = 25—26° C.

N-Quelle	1,495% NH_4NO_3				1,234% $(NH_4)_2SO_4$		1% NH_4Cl					
C-Quelle	Glyzerin		Zucker		Glyzerin	Zucker	Glyzerin			Zucker		
1. Kultur Erntegewicht g	0,761	1,927	1,647	1,700	1,844	1,680	1,838	1,855	1,740	1,757	1,447	1,510
2. Kultur Erntegewicht g	1,317	0,000	1,270	0,750	1,095	0,810	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
3. Kultur Erntegewicht g	0,465	—	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	—	—	—	—	—
Summen	2,543	1,927	2,917	2,450	2,938	2,490	1,838	1,855	1,740	1,757	1,447	1,510
Mittlere Werte	2,235		2,683		2,938	2,490	1,811			1,584		
Mittlere Werte	2,459				2,714		1,697					
4. Kultur nach der Neutralisierung. Erntegewicht g	—	1,395	—	—	—	—	1,112	1,425	1,830	1,700	0,915	1,330

Vers. VI. Zucker 4%; Glyzerin 2,5%; *Aspergillus niger*. Vol. = 50 ccm (veränd.); t = 25—26° C.

N-Quelle			1,495% NH_4NO_3		1% NH_4Cl			
C-Quelle			Glyzerin	Zucker	Glyzerin		Zucker	
1. Kultur.	Erntegewicht	g	0,380	0,422	0,395	0,382	0,457	0,466
2. „	„	g	0,345	0,510	0,420	0,405	0,700	0,653
3. „	„	g	0,362	0,416	0,245	0,382	0,000	0,000
4. „	„	g	0,400	0,442	0,082	0,124	—	—
5. „	„	g	0,375	0,392	0,000	0,000	—	—
6. „	Pilzentwicklung		+++	+++	—	—	—	—
Summen			〉1,862	〉2,182	1,142	1,293	1,157	1,119
Mittlere Werte			〉1,862	〉2,182	1,217		1,138	
Mittlere Werte			〉2,022		1,177			

Aus der ersten der angeführten Tabellen ersehen wir, daß wir bei höheren Konzentrationen der C-Quellen imstande sind, bei allen drei Ammonsalzen nur eine sehr kleine Zahl sukzessiver Kulturen zu ernten: nämlich 1—2 und höchstens als Ausnahme 3.

Dabei beobachteten wir, daß das Gesamtgewicht aller dieser Kulturen in allen Fällen verhältnismäßig klein ist: als Maximum finden wir (z. B. für $(NH_4)_2SO_4$ mit Glyzerin) nur 2,938 g.

Vergleichen wir diese Zahlen mit denen, die wir unter anderen Ernährungsbedingungen etwas später[1]) finden werden, und die für 100 ccm der Kulturflüssigkeit mit 30% Zucker[2]) bis auf 34,5 g und wahrscheinlich sogar noch viel höher[3]) steigen können, so sind wir in der Tat berechtigt, die betreffenden Erntezahlen als klein zu bezeichnen.

Es ist also klar, daß unter solchen Bedingungen der Pilz sehr rasch das Substrat in der Weise verändert, daß es für eine weitere Pilzentwicklung ungeeignet wird. Die Kulturflüssigkeiten zeigen (mit Methylorange) stark saure Reaktion, und die letzte Zeile der ersten Tabelle zeigt uns, daß, wenn wir diese Flüssigkeiten

1) Siehe Vers. XXII zB.

2) Mit 20% Zucker bis 32,0 g und mit 25% bis 34,0 g. Siehe Vers. XXII.

3) In diesen Kulturen wurde die Erntegewichtsgrenze, also das Aufhören der Pilzentwicklung nicht erreicht, und darum wissen wir nicht, wie hoch das Gesamtgewicht steigen kann; es muß nur 〉 als 34,5 g sein.

mit NaOH-Lösung (mit Methylorange) neutralisieren, sie ihre für eine Pilzentwicklung schädlichen Eigenschaften verlieren, und wir wieder ganz gute Ernten erhalten.

Bei niederen Konzentrationen der C-Quellen (letzte Tabelle) finden wir etwas andere und nicht so allgemein gültige Resultate, da hier der Schlußeffekt der sukzessiven Kulturen von der Qualität der N-Nahrung noch viel stärker abhängig ist. Wir sehen zB., daß wir mit NH_4Cl als N-Quelle schon nach 2—4 Kulturen ein Substrat bekommen, das für eine weitere Pilzentwicklung ganz untauglich geworden ist; mit NH_4NO_3 dagegen, unter ganz gleichen Bedingungen, sind wir imstande, viel weiter gehen zu können[1]).

Ich muß hier hervorheben, daß in allen Kulturen, die in den beiden letztangeführten Tabellen zusammengestellt sind, das Volum der Kulturflüssigkeit nicht konstant war und mit jeder neuen Kultur durch Verdunstung kleiner und kleiner wurde. Diese Volumverkleinerung ist verhältnismäßig sehr stark[2]) und ruft selbstverständlich eine Erhöhung der Konzentration der schädlich wirkenden Stoffe hervor, wenn auch deren absolute Menge konstant bleibt. Da aber die schädliche Wirkung eines Stoffes hauptsächlich[3]) durch dessen Konzentration, nicht aber durch dessen absolute Quantität bedingt wird, so werden also in diesem Fall die besonders günstigen Bedingungen für den Einfluß der schädlichen Stoffe geschaffen.

Wenn wir jetzt das Volumen durch entsprechende Wasserzusätze nach jeder Kultur konstant halten, so können wir, wie Vers. V, Kolben NN 3, 4 und 5 zeigt, es bis auf eine sehr große Zahl sukzessiver Kulturen bringen; in allen drei Kolben wurden 16 Ernten gesammelt, und konnten wir bis zum Ende keinen hemmenden Einfluß beobachten.

---

1) Der in der Tabelle angeführte Versuch ist nur bis zur 6. Kultur fortgeführt, und noch immer war keine Hemmung bemerkbar; aus dem Vers. V (Kolben N 1) ersehen wir, daß wir unter ähnlichen Bedingungen bis zu neun Kulturen steigen und erst dann eine vollständige Entwicklungshemmung beobachten können.

2) So z. B. fällt das Volum nach drei Kulturen in Vers. VII von 50 ccm auf 17, 25, 19, 18,5, 23,5, 19 ccm, oder in Vers. V Kolben N 1 nach acht Kulturen von 50 ccm bis 17,5 ccm und nach zwölf Kulturen bis 5 ccm.

3) In den Fällen, wo das Gift derartig wirkt, daß es in Verbindung mit irgend welchen Stoffen der Lebenssubstanz tritt, wo also dessen Verbrauch stattfindet, kann auch seine absolute Menge eine kleine Rolle spielen. Vergl. auch **Mann**, Ann. de l'I. Past., t. VIII, 1894, 785. **Pottevin**, ebenda, t. VIII, 1894, 796.

Für NH_4Cl dagegen beobachten wir auch unter ungefähr gleichen Bedingungen, wie Vers. XXIII (mit 5 % Zucker) zeigt, schon nach wenigen (drei) Kulturen eine vollständige Hemmung der Pilzentwicklung. Aus den Tabellen p. 12, 13 ist auch ersichtlich, daß nicht nur die Zahl der Kulturen, sondern auch das Gesamtpilzgewicht aller sukzessiver Kulturen, welches wir überhaupt auf dem betreffenden Substrat zu erhalten imstande sind, für alle drei Ammonsalze etwas verschieden ist; $(NH_4)_2SO_4$ und NH_4NO_3 gestatten uns nämlich etwas größere Pilzgewichte zu ernten als NH_4Cl[1]).

Durch die Neutralisierung der untauglich gewordenen Kulturflüssigkeit wird, wie gesagt[2]), ihre entwicklungshemmende Wirkung vernichtet. Aus den Tabellen Vers. VI und VII ersehen wir, daß in diesen Kulturflüssigkeiten die Oxalsäure entweder garnicht oder nur spurenweise nachweisbar ist; das Paralleltitrieren mit Methylorange und Methylviolett zeigt keine wesentlichen Unterschiede[3]).

Die Azidität muß also durch irgend eine „starke“ Säure verursacht sein.

Wahrscheinlich kommen wir der Wahrheit nahe, wenn wir sagen, daß diese Azidität in jedem Fall durch entsprechende bei N-Konsum disponibel gewordene anorganische Säure hervorgerufen ist[4]).

Wie erwähnt, sind die Gesamternten für NH_4Cl kleiner als die für $(NH_4)_2SO_4$ und NH_4NO_3. Bei Klark[5]) finden wir, daß für *Aspergillus niger* die Salzsäure merklich schädlicher ist als die Salpetersäure und Schwefelsäure. Je giftiger[6]) also die entsprechende Säure ist, desto niedriger wird die Gesamternte, die wir mit einem Ammonsalz zu sammeln imstande sind.

Wenn wir jetzt aus den Titrierungsangaben den Prozentgehalt der entsprechenden Säure berechnen[7]), so finden wir folgendes:

1) Siehe beide Tabellen p. 12, 13: die Zahlen für die mittleren Werte.

2) Siehe p. 14 und Tab. p. 12.

3) Vers. VI, VII, tabellarische Beilage.

4) Siehe auch Butkewitsch, Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVIII, 1902, p. 210 bis 212. Daß sich die freie HNO_3 bei der Pilzentwicklung mit NH_4NO_3 als N-Quelle tatsächlich in der Kulturflüssigkeit ansammelt, siehe ibid. p. 213 (analytische und Titrier-Angaben).

5) Journ. of Physical Chemistry. Vol. 3, No. 5, 1899, Tab. p. 263. Siehe auch Steven, Botanic. Gazette, Vol. XXVI, No. 6. 1898.

6) Also, desto „stärker“, je dissoziierbarer.

7) Siehe Vers. V, VI und VII.

N-Quelle	NH_4Cl		NH_4NO_3		$(NH_4)_2SO_4$	
C-Quelle	Zucker	Glyzerin	Zucker	Glyzerin	Zucker	Glyzerin
Gefunden von:	HCl %	HCl %	HNO_3 %	HNO_3 %	$\frac{1}{2} H_2SO_4$ %	$\frac{1}{2} H_2SO_4$ %
Starke Konzentrationen der C-Quelle	0,511	0,383	1,008	0,626	1,323	1,078
	0,548	0,584	1,260	0,535	—	—
	0,547	0,402	0,819	—	—	—
	0,584	0,438	1,008	—	—	—
	—	—	0,630	—	—	—
Schwache Konzentrationen der C-Quelle	0,383	—	0,945	—	—	—
	0,438	—	0,630	—	—	—
Mittlere Werte	0,502	0,452	1,050	0,580	1,323	1,078
Mittlere Werte	0,477		0,815		1,201	

Bei Klark[1]) finden wir als maximale Grenze für Sporenkeimung bei *Aspergillus niger* rund 0,5%—0,8% und 0,6%. Wir sehen, daß unsere Resultate für *Aspergillus niger*[2]) in den besser untersuchten Fällen (NH_4Cl und NH_4NO_3) mit denen von Klark im allgemeinen gut übereinstimmen[3]); diese Übereinstimmung spricht

1) In den Tabellen bei Klark sind die molekularen Lösungen angegeben; die angeführten Zahlen sind in Prozenten daraus berechnet.

2) Für *Penicillium glaucum* haben wir keine ähnliche Übereinstimmung gefunden: nach Klark ist *Penic. glaucum* viel resistenter gegen anorganische Säuren als *Aspergillus niger*; wir haben in unseren Versuchen gerade umgekehrte Verhältnisse beobachtet, was auf die schon früher (p. 3) erwähnte Unsicherheit und vielleicht physiologische Variabilität der betreffenden Art wird zurückgeführt werden können.

3) Die Übereinstimmung für HNO_3 hat vielleicht einen etwas zweifelhaften Charakter, da hier die Schwankungen zwischen den einzelnen Versuchen verhältnismäßig groß sind, und nur die mittleren Zahlen aus vielen Versuchen die Übereinstimmung zeigen. Aber von solchen Bestimmungen kann man überhaupt keine sehr große Genauigkeit erwarten; nach einigen Kulturen wird gewöhnlich die Kulturflüssigkeit mehr oder weniger gefärbt (gelb bis braun) und dadurch die Titrierung sehr erschwert, oft sogar ganz unmöglich; anderseits müssen wir aber bei den Versuchen mit Pilzen zuweilen überhaupt merkliche Unterschiede als zuverlässig betrachten; da wir die Methodik zur Zeit noch nicht vollständig beherrschen, geben oft zwei, scheinbar streng parallel angestellte Versuche sehr große Unterschiede in ihren Resultaten (vergl. Kunstmann, l. c., p. 15), und sind wir nicht imstande, die Ursache ausfindig zu machen. Darum ist hier die statistische Methode nicht nur nützlich, sondern sehr oft auch notwendig; es ist oft notwendig, um die angestellte Frage möglichst exakt zu beantworten, die mittleren Werte nicht aus zwei, wie es gewöhnlich in anderen Gebieten verlangt wird, sondern aus vielen Parallelversuchen zu ermitteln. Mit NH_4Cl aber finden wir auch bei einzelnen Zahlen ziemlich gute Übereinstimmung.

auch dafür, daß unsere frühere Annahme, daß die schädliche Azidität durch die Anhäufung der freiwerdenden anorganischen Säuren bedingt werde, richtig ist.

Dadurch wird die Tatsache ganz verständlich, daß wir bei höherem Gehalt an C-Quellen viel rascher die Hemmung der Pilzentwicklung beobachten, als bei niederem; denn hierbei wird die Anhäufung der Säure garnicht durch die Zahl der Kulturen, sondern nur durch das ausgebildete Pilzsubstanzgewicht bezw. durch das von ihm für seinen Aufbau absorbierte N-Quantum bedingt.

Von diesem Standpunkt ausgehend, muß also die Zahl der Kulturen bei verschiedenem Gehalt an einer C-Quelle auch verschieden sein, aber das Gesamtgewicht aller Ernten muß für ein bestimmtes Ammonsalz (und für ein bestimmtes Volumen) konstant bleiben.

Wir beobachten jedoch (siehe Tab. p. 12 u. 13), daß das Gesamtgewicht nicht ganz unabhängig von der Konzentration der C-Quelle bleibt, sondern bei niederer Konzentration etwas geringer ist als bei höherer, was ja auch ganz verständlich wird, wenn wir die bekannte Tatsache berücksichtigen, daß die Resistenzfähigkeit eines Schimmelpilzes in den verschiedenen Entwicklungsstadien eine ganz verschiedene ist[1]); für die Sporenkeimungsperiode ist sie gegenüber anorganischen Säuren kleiner als für das entwickelte Mycelium[2]). Bei einem großen Gehalt an der C-Quelle hat der Pilz immer einen Überschuß derselben und kann dann immer noch etwas weiter wachsen, obwohl der Säuregehalt schon die Grenze für die Sporenkeimung überschritten hat. Bei kleineren Quantitäten der C-Quelle dagegen muß der Pilz wegen des Mangels an C-Nahrung seine Entwicklung sehr bald sistieren, und müssen wir also von neuem eine C-Quelle zugeben und frische Sporen darauf aussäen; die letzteren aber werden, wenn die erwähnte Grenze schon erreicht ist, nicht mehr keimen.

Um ungefähr gleiche Pilzgewichte zu erhalten, müssen wir hier eine viel größere Zahl von Sporenaussaaten machen.

Hierdurch wird bei niederem Gehalt an einer C-Quelle eine etwas niedere Aziditätsgrenze — die ungefähr der Sporenkeimungshemmung entspricht — markiert[3]), und dementsprechend sind

1) Pfeffer, Pflanzenphys. II, 1901, 336.

2) Klark, l. c., graphische Tabellen.

3) Tatsächlich sehen wir aus der Tabelle p. 16, daß der Säuregrenzgehalt für höhere Konzentrationen etwas höher ist als für niedere.

wir imstande, in diesem Falle auch nur geringere Pilzernten zu erhalten.

Vers. V (Kolben NN 3, 4 u. 5) zeigt uns, daß wir bei konstant bleibendem Volum der Kulturflüssigkeit mit NH_4NO_3 als N-Quelle eine sehr große Anzahl (mehr als 16) Kulturen ernten können, ohne Sistierung oder sogar Hemmung des Wachstums beobachten zu können.

Aus demselben Versuch (Kolben N 1) sehen wir anderseits, daß bei einem veränderlichen Volum die Konzentration der angehäuften Salpetersäure nur dann schädlich zu wirken anfängt, wenn das Volum der Kulturflüssigkeit bis auf 17 ccm (von 50 ccm) fällt, bei 2,353 g des Gesamtpilzgewichtes; die zweite Grenze (in demselben Kolben N 1) finden wir bei einem Volum von 5 ccm und einem Gesamtgewicht von 0,517 g, und die dritte bei 2,5 ccm Volum und 0,25 g Pilzgewicht.

Nun ist es aber selbstverständlich, daß sowohl die absolute Menge der Salzsäure, die eben schädlich ist, als auch das damit im Zusammenhang stehende Gesamtgewicht umgekehrt proportional dem Volum sein müssen, und wir somit aus den angegebenen Zahlen sehr leicht die Grenze des Pilzgewichts für 50 ccm annähernd berechnen können.

Dann werden wir finden, daß diese Pilzgewichte, berechnet

aus dem ersten Fall gleich 6,7 g
„ „ zweiten „ „ 5,2 g und
„ „ dritten „ „ 5,0 g sind.

Wir sehen nun, daß die tatsächlichen Ernten in Vers. V (Kolben NN 3, 4 u. 5) noch weit hinter diesen Grenzen liegen.

Wenn wir vielleicht interpolieren dürfen, so können wir erwarten, daß diese Grenze mindestens noch nach einer solchen Anzahl von Kulturen erreicht wird, welche wir schon in unserem Versuch vor uns haben, insgesamt also nach 30—40 Kulturen.

Für *Penicillium glaucum* und *P. griseum* finden wir (Vers. XI) viel niedrigere Werte für die Gesamternten und dementsprechend auch eine viel geringere Azidität.

Bei schwacher Konzentration der C-Quelle (5 % Zucker auf 50 ccm) haben wir:

N-Quelle		Gesamternte g		Azidität in % der entsprechend. Säure	
		NH_4Cl	NH_4NO_3	NH_4Cl	NH_4NO_3
Penicillium glaucum	a[1])	0,740	0,935	0,146	0,157
	b	—	1,309	0,109	0,126
Penicillium griseum	a[1])	0,605	0,795	0,365	0,441
	b	?	0,883	0,274	0,441
	c	—	0,788	—	0,444
	d	—	0,657	—	?
	e	—	0,483	—	?

Dabei beobachten wir, daß die Grenzazidität mit beiden Ammonsalzen für *Penicillium griseum* merklich größer ist als für *P. glaucum*. Nach dem Neutralisieren der Kulturflüssigkeit bekommen wir wieder ganz gute Ernten[2]).

Literaturbemerkungen.

Dieser Einfluß der Säure, die durch den N-Konsum in unseren gewöhnlichen Nährlösungen mit Ammonsalzen (NH_4NO_3, $(NH_4)_2SO_4$, NH_4Cl) als N-Quelle frei wird, ist bis jetzt noch nicht genügend berücksichtigt und richtig gedeutet worden; gewöhnlich schreibt man ihn der Oxalsäure zu.

So sagt zB. Kunstmann[3]) auf p. 14 u. 28: „Da die unter den gebotenen Bedingungen gebildete Oxalsäuremenge zu gering war, als daß sie bei Beurteilung der Resultate ins Gewicht gefallen wäre,“ und erklärt trotzdem auf p. 28—29 die Hemmung der Pilzdeckenbildung im Laufe der Zeit durch eine Anhäufung von Oxalsäure, da er bei Zusatz von Dinatriumphosphat eine Steigerung der Deckenbildung gefunden hatte. Augenscheinlich (da die Oxalsäure fehlte) war diese Steigerung nur eine Folge der Neutralisation der disponibel werdenden Salpetersäure, da er ja als N-Quelle NH_4NO_3 gegeben hatte.

1) Die Zahlen von Zeile a siehe im Vers. XI, die übrigen sind einigen, in den Tabellen nicht angeführten Versuchen entnommen.

2) Vers. XI.

3) Über das Verhältnis zwischen Pilzernte und verbrauchter Nahrung. 1895. Leipzig.

Umgekehrt mißt neuerdings Czapek[1]) dieser Erscheinung eine schon zu große Bedeutung bei. Sonderbarerweise hat er nämlich keine Entwicklung des *Aspergillus niger* mit NH_4Cl als N-Quelle[2]) beobachtet, und erklärt diese Beobachtung[3]) folgendermassen: „Man erkennt leicht,“ sagt er[4]), „daß die Salze (Ammonsalze der anorganischen Säuren) um so besser wirken, je verwendbarer der Säurerest ist. Man kommt so zu der Annahme, daß die Untauglichkeit des Salmiak als Stickstoffquelle nur auf die schädliche Ansammlung von nicht resorbierten Chlorionen zurückzuführen ist, welche schon in den Anfängen des Wachstums die Pilzvegetation hemmen.“

Da er aber nun auf NH_4Cl als N-Quelle gar keine Pilzentwicklung beobachtet hat, und da die Grenze der Chlorionenanhäufung in der Kulturflüssigkeit, für *Aspergillus niger*, wie es aus Klarks Angaben und aus meinen Versuchen hervorgeht, garnicht so niedrig ist, um mit einer nicht merkbaren Pilzvegetation erreicht zu werden, so ist diese Erklärung unrichtig.

Ammoniaksalze der organischen Säuren.

Wir haben schon gesehen, daß die untauglich gewordenen Kulturflüssigkeiten durch die Neutralisierung ihre giftigen Eigenschaften verlieren. Es wäre jetzt interessant, auch zu untersuchen, was eintritt, wenn dem Pilze solche Ammonsalze als N-Quelle zur Verfügung stehen, welche bei N-Konsum keine schädliche Säure liefern können.

Als unschädlich kennen[5]) wir zB. die Weinsäure oder Zitronensäure, also dürfen wir ihre Ammonsalze hier anwenden.

---

1) Czapek, Sep.-Abdr. aus Beitr. zur chem. Phys. u. Pathol. Zeitschr. f. die gesamte Biochemie, 1902 I.

2) Mit 1% NH_4Cl; 3% Zucker; Salzen; 28° C.; 22 Tage.

3) Daß diese Beobachtung schon selbst unrichtig ist, geht aus den zahlreichen Literaturangaben ganz deutlich hervor (vergl. zB. Wehmer, Bot. Ztg. 1891, p. 340 u. Tab. C [p. 471]; Butkewitsch, Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVIII, 1902, p. 211—212), und auch ich habe in meinen Versuchen immer unter ganz ähnlichen Bedingungen ein gutes Wachstum bei NH_4Cl als N-Quelle beobachten können.

4) Czapek, l. c., p. 581 (Heft 10—12).

5) *Aspergillus niger* wächst sogar bei 30% Weinsäure ganz gut; so hatten wir z. B. folgende Ernten: auf 100 ccm mit 1% NH_4NO_3; 0,5% KH_2PO_4; 0,25% $MgSO_4$; 0,05% KCl, bei

5%	10%	15%	freier Weinsäure
0,368 g	0,647 g	1,045 g.	

Penicillium glaucum aber wuchs in unseren Versuchen schon bei 1% Weinsäure nicht; *Pen. griseum* konnte noch bei 3% sich gut entwickeln, aber nicht mehr bei 10%. Citronensäure ist nach Wehmer (Beitr. z. Kenntnis einheim. Pilze, 1893, 49), für *Penicillium* bis zu sehr großer Konzentration ganz unschädlich.

Da alle Versuche, die in dieser Hinsicht mit *Aspergillus niger* auf weinsaurem Ammon angestellt worden sind, in einem der nächsten Kapitel eine genauere Besprechung finden sollen[1]), so will ich hier nur als Hauptresultat erwähnen, daß unter diesen Ernährungsbedingungen (bei höheren Konzentrationen der C-quelle oder bei niederen, sowohl mit Zucker als auch mit Glyzerin) keine Hemmung der Entwicklung bei den sukzessiven Reihen der Kulturen stattfindet, sondern wir im Gegenteil regelmäßig eine oft sehr starke Beschleunigung der Entwicklung erhalten.

Für *Penicillium glaucum* und *P. griseum* zeigt uns auch Vers. XI ähnliche Resultate; jedoch dürfen wir aus diesen keinen exakten Schluß über die Beschleunigung ziehen, da der Gehalt an Nährstoffen in diesem Versuch keiner Kontrolle unterlag; wohl aber sehen wir, daß, während wir mit NH_4Cl und NH_4NO_3 nur 1—2 Kulturen bekommen, wir auf zitronensaurem Ammon mehr als 4 erhalten haben.

Dabei wurden folgende Gesamtgewichte gefunden:

	Penic. glaucum	*Penic. griseum*
mit NH_4Cl	0,740	0,605
„ NH_4NO_3	0,935	0,795
„ $(NH_4)_2C_6H_6O_7$	$>$ 2,553	$>$ 2,062

Interessant ist es jetzt, diese Zahlen mit denen der ersten Kulturen zusammenzustellen.

	Penic. glaucum	*Penic. griseum*
mit NH_4Cl	0,678	0,605
„ NH_4NO_3	0,455	0,350
„ $(NH_4)_2C_6H_6O_7$	0,688	0,350

Für die ersten Kulturen, in welchen der Einfluß der schädlichen Säure sich noch nicht so deutlich bemerken ließ, finden wir, daß NH_4Cl für *P. glaucum* eine ebenso gute N-Quelle wie $(NH_4)_2C_6H_6O_7$ ist, für *P. griseum* sogar eine viel bessere; umgekehrt zeigt sich $(NH_4)_2C_6H_6O_7$ in beiden Fällen in der ganzen Reihe der Kulturen als die beste N-Quelle.

Kalisalpeter als N-Quelle.

Aus den Versuchen mit Ammonsalzen der anorganischen Säuren geht ganz klar hervor, daß die untersuchten Pilze nicht

1) Auch die Versuche mit Pepton, Asparagin und oxalsaurem Ammon als N-Quellen sind in dem Kapitel über die Beschleunigung angeführt.

befähigt sind, die in der Kulturflüssigkeit angehäuften Säuren auf selbstregulatorischem Wege durch entsprechende Ausbildung irgend welcher Verbindungen basischer Natur zu neutralisieren.

Anderseits ist aus den Vers. XX und XXI ersichtlich, daß dieselben Pilze auch die bei C-Konsum aus weinsaurem Ammon und Kali frei werdenden Basen nicht immer zu neutralisieren imstande sind[1]).

Auf KNO_3 als N-Quelle[2]) dagegen vermögen dies alle drei untersuchten Spezies, *Aspergillus niger* sowohl als *Penicillium glaucum* und *P. griseum*.

Während der sämtlichen 5 Kulturen (Vers. XII) bleibt die Reaktion der Kulturflüssigkeit immer stark sauer (auf Lackmus), es findet also augenscheinlich keine Anhäufung von K-Ionen[3]) statt.

Trotzdem läßt sich aber auch hier eine Wachstumssistierung nach 5 Kulturen konstatieren. Nach einem Zusatz von Marmor haben wir wieder eine gute Pilzentwicklung.

Das Wachstum ist hier also nicht durch eine Anhäufung der freien Base, wie es zu erwarten war, sondern, im Gegenteil, durch eine Säureansammlung sistiert; da es aber selbstverständlich keine anorganische Säure sein kann, und da, nach Wehmer[4]), mit KNO_3 als N-Quelle eine Anhäufung von freier Oxalsäure stattfindet, so liegt die Vermutung nahe, daß auch das Stillstehen der Entwicklung in unserem Versuche durch die Oxalsäure hervorgerufen worden ist. Leider habe ich in diesem Versuche die Bestimmungen der Oxalsäure nicht vorgenommen.

Bei diesem Versuche sehen wir auch, daß die Erntezahlen für die dritte Kultur merklich größer als für die zweite sind, also der Wachstumshemmung wahrscheinlich[5]) eine Wachstumsbeförderung vorangeht.

Hippursäure als C- und N-Quelle.

Für Hippursäure können wir aus chemischen Gründen erwarten, daß sie durch die Pilztätigkeit in Benzoësäure und Glykokol zerfallen wird[6]).

1) Wenigstens mit anderen Säuren außer Kohlensäure. Vergl. p. 27—28.

2) Vergl. p. 8.

3) Bezw. OH-Ionen.

4) Botan. Ztg. 1891, p. 393.

5) „Wahrscheinlich“ deshalb, da hier keine Kontrolle des Zuckerverbrauches vorgenommen wurde.

6) Siehe auch Pfeffer, Pflanzenphys. I, p. 442. Ich konnte aber in der Literatur keine experimentellen Angaben über die Produkte der Hippursäurezerspaltung ausfindig machen.

Aus dem Versuch XIII ersehen wir, daß auf 1, 2 und 5% Hippursäure[1]) ohne Zucker (Kolben NN 1, 2 u. 3), wo sie also als C-Quelle dem Pilze dargeboten war, die Ernten sehr gering sind, und wir bis zur vierten Kultur keine Hemmung der Pilzentwicklung konstatieren können. Dagegen beobachten wir mit 5 und 30% Zucker (Kolben NN 4 u. 5) bei 3,35%[2]) Hippursäure viel grössere Erntegewichte, und schon nach 2 Kulturen ist die Kulturflüssigkeit für weitere Pilzentwicklung vollständig ungeeignet geworden.

Wenn diese Hemmung der Pilzentwicklung tatsächlich durch die Anhäufung von abgespaltener Benzoësäure hervorgerufen ist, so können wir vielleicht einen solchen Einfluß des Zuckerzusatzes dadurch erklären, daß ohne Zucker die abgespaltene Benzoësäure durch den Pilz weiter verarbeitet und assimiliert wird[3]), und aus diesem Grunde nicht bis zu einer schädlichwirkenden Konzentration angesammelt werden kann; durch Zuckerzusatz aber wird sie vielleicht vor dem Verbrauch geschützt, und findet hier darum im Laufe des Pilzwachstums eine stärkere Benzoësäureansammlung statt. Für eine solche Erklärung spricht noch die Tatsache, daß nach dem Abdampfen der Kulturflüssigkeit und dem Wiederauflösen des Rückstandes in dem früheren Wasservolumen wir von neuem ein ganz gutes Wachstum bekommen haben. Wenn die Hemmung durch die Ansammlung von Oxalsäure hervorgerufen worden wäre, so würde diese Operation keinen Einfluß gehabt haben. Durch chemische Reaktionen gelang es mir jedoch nicht, die Benzoësäure in der Kulturflüssigkeit nachzuweisen.

Chlorammon und weinsaures Ammon bei gleichzeitiger Darbietung.

Anstatt die schädliche Wirkung der Ansammlung von Anionen bzw. H-Ionen bei N-Konsum aus anorganischen Ammonsalzen durch Neutralisierung mit Basen zu beseitigen, können wir das gleiche Resultat auch auf einem etwas anderen Wege erreichen.

Fügen wir zu der Kulturflüssigkeit mit NH_4Cl zB. noch das Ammonsalz einer organischen (schwach dissoziierten) Säure, zB.

---

1) Bei all diesen Prozent-Gehalten sind die Lösungen gesättigt, und die Kriställchen der Hippursäure bleiben auf dem Boden ungelöst liegen.

2) 3,35% Hippursäure = 261 mg N in 100 ccm = 1% NH_4Cl.

3) Über die Assimilierbarkeit der Benzoësäure vergl. Reinke, Untersuch. aus d. Bot. Lab. zu Göttingen, 1879. Stud. üb. d. Protoplasma, 2. Folge, II, p. 29.

weinsaures Ammon, hinzu, so befinden sich die Kationen-NH_4 im Gleichgewicht mit den Anionen der beiden Säuren (und mit den nicht dissoziierten Teilen).

Sobald aber durch Assimilation in das Pilzprotoplasma ein Teil der NH_4-Ionen aus dem System entfernt wird, so ist damit das Gleichgewicht gestört; wir haben mehr Anionen als Kationen, also haben wir jetzt H-Ionen, und gemäß der Tendenz der Ionen der schwachen Säuren, in den nicht oder weniger dissoziierten Zustand überzugehen, vereinigen sich die H-Ionen mit den Anionen der Weinsäure und bilden das sehr wenig lösliche saure weinsaure Ammon, welches in Kriställchen ausfällt. Demgemäß kann in der Kulturflüssigkeit keine Anhäufung von H-Ionen stattfinden.

Vers. X zeigt uns tatsächlich, daß durch einen solchen Zusatz von weinsaurem Ammon der Pilz vor der Wachstumshemmung in einer Reihe von Kulturen geschützt wird.

Wir haben in diesem Versuch zu den Lösungen mit gleichem Gehalt an NH_4Cl 1 % ($= \frac{266}{2}$ mg N in 50 ccm) verschiedene Quantitäten weinsauren Ammons hinzugefügt, die äquivalent (in bezug auf den N-Gehalt) mit 0.5, 1, 2 und 4 % NH_4Cl waren.

Chlorammon-N	1	1	1	1	1	0
Weinsaures Ammon-N	0	0,5	1	2	4	4
1. Kultur. Erntegewicht g	0,675	1,170	1,020	1,085	1,310	1,800
4. „ „ g	0,000	0,182	0,380	1,182	1,330	1,420
2. „ „ g	1,065	2,325	2,525	2,660	1,950	1,660

Wir sehen, daß in den ersten[1]) Kulturen, wo die Anhäufung der Cl- bezw. H-Ionen noch nicht einen so starken Einfluß ausüben kann, die Differenzen in den zugesetzten Mengen des weinsauren Ammons noch keine entsprechenden Differenzen der Pilzgewichte hervorrufen. In der vierten Kultur jedoch ist die schützende Wirkung des weinsauren Ammons ganz klar ausgesprochen. Ohne weinsauren Ammonzusatz haben wir schon nach 2 Kulturen keine Entwicklung mehr, und in der vierten Kultur finden wir desto größere Ernten, je größer der Zusatz von weinsaurem Ammon gewesen ist.

1) und in den zweiten.

In der zweiten Kultur sind, wie die letzte Zeile der Tabelle zeigt, die Erntezahlen viel größer als in der ersten Kultur. Also auch hier haben wir wahrscheinlich eine starke Beschleunigung des Wachstums durch die vorherige Pilzkultur.

D. Einfluſs der C-Quelle.

Traubenzucker, Arabinose und Glyzerin als C-Quelle.

Diese 3 C-Verbindungen scheinen einen nahestehenden, aber nicht ganz identischen Nährwert zu besitzen.

So zB. haben wir nach 16 Tagen mit NH_4NO_3 als N-Quelle auf:

	1%	2,5%	5%	10%	20%	30%	40%	50%
Zucker	0,135 g	0,270 g	0,460 g	0,880 g	1,275 g	1,948 g	**2,525** g	2,495 g
Glyzerin	0,180 g	0,352 g	0,630 g	1,192 g	**1,670** g	1,150 g	0,700 g	0,088 g
Arabinose	0,112 g	—	0,420 g	—	—	—	—	—

Erntegewicht[1]) (mit *Aspergillus niger*) erhalten.

Bei niederen Konzentrationen scheint das Glyzerin etwas besser als die Dextrose zu wirken, und die Arabinose ist letzterer fast gleich. Bei höheren Konzentrationen dagegen finden wir das umgekehrte Verhältnis. Dies wird dadurch ganz verständlich, daß das Glyzerin einen ca. zweimal so hohen osmotischen Wert als die Dextrose besitzt[2]).

In bezug auf die uns interessierende Frage sind sie insofern gleich, als wir bei allen, mit NH_4NO_3 als N-Quelle bei höheren Konzentrationen eine sehr rasch[3]) auftretende vollständige Entwicklungshemmung zu konstatieren imstande sind, bei niederen dagegen entweder nur eine sehr langsame, oder[4]) gar keine.

Die Ursache der Wachstumshemmung ist bei allen drei die gleiche, nämlich eine starke Erhöhung der Azidität der Kulturflüssigkeit, und zwar unter unseren Versuchsbedingungen nicht durch organische Säuren (Oxalsäure), sondern durch die beim N-Konsum frei werdende Salpetersäure. Dies erklärt uns den Einfluß der Konzentrationsdifferenzen, die ihrerseits die Differenzen in den Pilzerntegewichten und damit im N-Konsum hervorrufen.

1) In den ersten Kulturen.

2) Es ist interessant zu bemerken, daß die maximalen Pilzgewichte für die beiden C-Verbindungen (Zucker und Glyzerin) auf die isosmotischen Lösungen (20% Glyzerin und 40% Dextrose) fallen. Vergl. Pfeffer, Pflanzenphys. I, 375.

3) In der 2.—3. Kultur.

4) Wenigstens bei unserer Versuchsdauer.

Freie organische Säure als C-Quelle.

Die Versuche wurden mit Chinasäure und Weinsäure angestellt. Die erste dieser zwei C-Quellen zeigt ein von den übrigen untersuchten C-Quellen etwas abweichendes Verhalten.

Auf Chinasäure (zB. auf 10%) sehen wir (Vers. XV) mit *Aspergillus niger* noch in der sechsten Kultur ein ebenso gutes Wachstum wie in der zweiten und dritten Kultur. Dabei ist aber das Volum nach 5 Kulturen bis auf 5 ccm verkleinert. Die Gesamternte aller 5 Kulturen ist gleich 1,608 g.

Daraus folgt, daß der Pilz mit Chinasäure als C-Quelle entweder aus dem NH_4NO_3 Molekül Ammoniak-N und Nitrat-N in äquivalenten Verhältnissen absorbiert, so daß überhaupt gar keine Anhäufung von Anionen in der Kulturflüssigkeit stattfindet, oder daß er die Fähigkeit besitzt, die frei werdenden NO_3-Ionen irgendwie zu binden.

Die erste Voraussetzung scheint die wahrscheinlichere zu sein.

Die Weinsäure zeigt uns aber ein ganz ähnliches Verhalten, wie wir es schon zB. bei Zucker gesehen haben.

So haben wir zB. für *Aspergillus niger* auf 100 ccm mit NH_4NO_3 als N-Quelle bei 25—26° C. folgende Resultate erhalten[1]).

Weinsäuregehalt		5%	10%	15%
1. Kultur (16 Tage). Erntegewicht	g	0,368	0,647	1,045
2. „ (30 „). „	g	0,205	0,152	0,147
3. „ (16 „). „	g	0,234	0,148	0,138
4. „ (15 „). „	g	0,146	0,053	0,195
5. „ (20 „). „	g	0,146	0,000	0,000
Summe		1,099	1,000	1,525

Salze organischer Säuren als C-Quelle.

In diesem Fall, namentlich, wenn dem Pilze die Salze der organischen Säuren als einzige Quelle für die Deckung des C-Betriebs vorliegen, ist selbstverständlich das Freiwerden der Basen

1) Dieser Versuch ist in den Tabellen nicht angeführt; nach jeder Kultur fand ein Zusatz von 2,5 g Weinsäure (auch NH_4NO_3 und Salzen, wie gewöhnlich) statt.

und deren Anhäufung[1]) unabwendlich, und wenn nun die betreffende Base[2]) für den Pilz schädlich ist (zB. ein Alkalimetallist), so kann diese schädliche Wirkung nur dadurch beseitigt werden, daß der Pilz regulatorisch eine entsprechende, zur Bindung der Base genügende Menge irgend einer organischen Säure (Oxalsäure) ausbildet.

Wenn aber der Pilz in solche Bedingungen gebracht wird, wo ihm die Fähigkeit, die Säure auszubilden, genommen ist, so ist damit schon eine Bedingung für die schädliche Wirkung der Basen im voraus gegeben.

So finden wir zB. bei Wehmer[3]) ähnliche Verhältnisse. Er hat nämlich gefunden, daß *Aspergillus niger* bei Zimmertemperatur auf weinsaurem Ammon (als einziger C-Quelle, mit NH_4NO_3 als N-Quelle), obschon sehr langsam, so doch verhältnismäßig gut zu wachsen vermag[4]). Bei höheren Temperaturen (34—35° C) ist die Ernte unvergleichlich kleiner[4]); Sporenbildung findet nicht statt, und sehr bald stirbt das Mycelium unter Verfärbung und Zubodensinken ab. Man kann dabei in der Kulturflüssigkeit keine Oxalsäure nachweisen; sie besitzt eine alkalische Reaktion, die augenscheinlich durch das kohlensaure Ammon hervorgerufen ist.

Ähnliche Versuche wurden von mir auch mit *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum* und *P. griseum* auf weinsaurem Ammon und weinsaurem Kali angestellt.

Aus den Vers. XX und XXI ersehen wir tatsächlich, daß alle 3 Pilze und insbesondere *Penicillium glaucum* durch den C-Konsum aus weinsauren Salzen, und wieder besonders aus weinsaurem Kali die Kulturflüssigkeit rasch und so stark alkalisch machen können, daß sie für deren weitere Entwicklung ganz untauglich wird[5]).

---

1) resp. von deren kohlensauren Salzen.

2) resp. deren kohlensaures Salz.

3) Ber. d. Deutsch. botan. Ges., 1891, 9, p. 172, 173. Siehe auch Nägeli, Botan. Mitteil., III, p. 415.

4) Bei Zimmertemperatur aus 1,5 g weinsaur. Ammon wurde 0,030, 0,040, 0,048 g Trockensubstanz, neben 0,525, 0,760, 0,767 g Oxalat (die Zahlen geben die gefundene Menge von $CaC_2O_4 \cdot H_2O$ an) ausgebildet; aus 20 g 0,530 g Trockensubstanz und 15,456 g Oxalat. Bei 34—35° C. aus 10 g weinsaur. Ammon wurde gewöhnlich weniger als 0,002 g Trockensubstanz und gar keine Oxalsäure ausgebildet.

5) Ein Zusammenhang dieser Erscheinung mit der Temperatur ist aus meinen Versuchen nicht zu konstatieren; ich ging aber (für *Aspergillus*) mit der Temperatur nicht höher als 32—33° C., während Wehmer seine Versuche bei 34—35° C. ausführte.

Aus solchen Kulturflüssigkeiten entweicht reichlich Ammoniak resp. kohlensaures Ammon, was sich durch einen befeuchteten Lackmuspapierstreifen sehr leicht nachweisen läßt; in die Kulturkolbenatmosphäre gehängt, wird er entweder langsam oder momentan stark blau.

Nach dem Ansäuren der Kulturflüssigkeit mit KH_2PO_4 finden wir von neuem eine normal-gute Pilzentwicklung. Die Ursache der Wachstumssistierung war also nur die Alkaleszenz der Kulturflüssigkeit.

Interessant ist die große Verschiedenheit, welche beide Spezies von *Penicillium* unter einander zeigen.

P. griseum wächst auf weinsaurem Ammon entweder garnicht oder nur sehr schwach, und dementsprechend ändert sich die Reaktion der Kulturflüssigkeit nicht oder nur sehr schwach.

Bei *P. glaucum* dagegen beobachten wir eine gute Entwicklung und sehr starke und rasche Alkalisierung der Kulturflüssigkeit.

Aspergillus niger steht zwischen diesen beiden Extremen.

Auf weinsaurem Kali geht die Alkalisierung der Kulturflüssigkeit im allgemeinen viel energischer vor sich, und wir bekommen hier auch mit *Aspergillus niger* sehr rasch eine stark alkalische Reaktion. Aber auch hier erweist sich *Penicillium glaucum* zu dieser Alkalisirung ganz besonders befähigt.

Dies geht (außer der viel stärkeren alkalischen Reaction und stärkeren Ammoniakentwicklung) schon daraus ganz deutlich hervor, daß (Vers. XXI 1, 2, 5, 6), wenn wir zu den untauglich gewordenen Flüssigkeiten (auch der ersten Kultur) etwas Zucker geben, wir darauf eine ganz gute Entwicklung in den Kulturen mit *Aspergillus niger* bekommen; dagegen hat in solchen von *Penicillium glaucum* Zuckerzusatz allein noch kein positives Resultat zur Folge; um ein solches zu erreichen, ist es notwendig, die Kulturflüssigkeit noch irgendwie anzusäuern.

Aspergillus niger besitzt also die, obwohl geringe, Fähigkeit, die anhäufenden freien K- resp. NH_4-Ionen (und letztere besonders), wahrscheinlich mittels schwacher Bildung von Oxalsäure, zu binden. Dem *Penicillium glaucum* aber geht diese Fähigkeit ganz ab, oder sie ist noch viel schwächer als bei *Aspergillus niger*.

Verschiedene Glykoside.

Hier muß ich vor allem eine methodische Bemerkung besonders hervorheben; ich hatte nämlich Gelegenheit vielmals zu beobachten,

daß einige Glykoside, wie zB. Amygdalin und Helicin in frisch bereiteten Nährlösungen die Sterilisierung ganz gut aushielten; wenn wir aber die Kulturflüssigkeiten mit diesen Verbindungen nach vorhergegangener Kultur des Pilzes mit frisch zugegebenem Quantum der genannten Glykoside der Sterilisierung unterwarfen, so konnten wir darauf sehr oft (aber nicht immer) eine reichliche Bildung von Spaltungsprodukten konstatieren.

Ferner habe ich noch bemerkt, daß, wenn sich z. B. sofort nach dem Abfiltrieren der ersten Kultur keine Spaltungsprodukte dieser Glykoside nachweisen ließen, wir oft imstande waren, nach einigem (nicht mehr als 6 stündigem Stehenlassen des Filtrats bei Zimmertemperatur) deren Auftreten zu konstatieren.

Worauf diese Erscheinungen beruhen, weiß ich nicht[1]). Die Versuche werden aber dadurch sehr erschwert und verwickelt, und ihre Resultate sind nur mit Mißtrauen und mit Vorbehalt aufzunehmen[2]).

Mit Arbutin, Salicin und Helicin, wie das Puriewitsch[3]) konstatiert hat, können wir sehr bald in der Kulturflüssigkeit Spaltungsprodukte nachweisen. Das fand auch ich in meinen Versuchen; aber ich muß hier eine starke Abhängigkeit dieser Erscheinung von den benutzten Pilzarten hervorheben. Verschiedene Arten verhalten sich gegen verschiedene Glykoside auch ganz verschieden.

So zeigt zB. Vers. XVI, daß auf Arbutin das Wachstum von *Penicillium glaucum* und *Mucor stolonifer* schon in der zweiten Kultur vollständig sistiert ist, während wir imstande sind, von *Aspergillus niger* im allgemeinen mehr als 6 Kulturen zu sammeln. Mit *Penicillium* und *Mucor* tritt eine Wachstumssistierung ein, wenn nur 0,043 und 0,055 g Pilzsubstanz ausgebildet sind, mit *Aspergillus* aber steigt das Gesamtgewicht bis auf 0,787 g.

Das gleiche finden wir mit Helicin (Vers. XIX) wieder.

Während *Aspergillus niger* gar kein Salizylaldehyd bildet (richtiger anhäuft), und wir darum schon in der ersten Kultur eine

---

1) Leider hatte ich keine Zeit, diese interessante Erscheinung etwas näher zu untersuchen und zu versuchen, deren Ursache ausfindig zu machen.

2) Aus diesem Grunde muß ich z. B. alle meine Versuche mit Amygdalin ganz unbeachtet lassen, obwohl die Verhältnisse, welche wir bei dem Amygdalin antreffen müßten, aus vorhandenen Literaturangaben sehr interessant sein werden. Vergl. Puriewitsch, Ber. d. Deutsch. botan. Ges., 16, 1898, 371; Laborde, Rech. physiol. sur une moisissure nouvelle, l'Eurotiopsis Gayoni 1896, 53; Pfeffer, Pflanzenphys. I, 495.

3) l. c., p. 369, 370, 371.

verhältnismäßig sehr große Ernte erhalten (0,245—0,225 g), bilden es beide *Penicillium*-Arten, *Aspergillus flavus* und *Mucor stolonifer*; in Kulturen letzterwähnter Pilze finden wir eine reichliche Anhäufung von Salizylaldehyd und dementsprechend ist das Wachstum ganz kümmerlich; die Entwicklung wird sehr bald sistiert, und die Mycelien (öfters unwägbar) sterben ab[1])

Nur mit Salicin finden wir für alle Spezies ungefähr gleiche Verhältnisse; bei allen (*Asp. niger*, *P. glaucum* und *griseum*, und *Mucor stolonifer*), außer *Aspergillus flavus*, läßt sich sehr bald eine starke Anhäufung von Saligenin nachweisen und ist das Wachstum schon nach der ersten Kultur sistiert[2]). *Aspergillus flavus* aber vermag überhaupt garnicht mit Salicin als C-Quelle sich zu entwickeln (Vers. XVIII).

Mit Phloridzin, Quercitrin und Glycyrrhicin konnte ich wenigstens nach 3 Kulturen keine Entwicklungshemmung nachweisen (Vers. XVII).

Pepton als einzige C- und N-Quelle.

Bei dem C- und N-Konsum aus Pepton[3]) wird es, nach Butkewitsch[4]), durch die proteolytischen Enzyme in Ammoniak, Tyrosin und Leucin gespalten. Die quantitativen Verhältnisse zwischen all diesen Produkten werden durch die Fähigkeit des betreffenden Pilzes, Oxalsäure zu produzieren, reguliert[5]).

Bei *Aspergillus niger* überwiegt Ammoniak, bei *Penicillium glaucum* und *Mucor*-Arten Leucin und Tyrosin[6]).

Dabei beobachtete Butkewitsch, daß die Kulturflüssigkeiten nach der Kultur von *Aspergillus niger* eine saure Reaktion be-

1) Das hatte auch schon Puriewitsch gefunden, l. c., 370—371.

2) Nach einem directen Versuch mit Zusatz von Saligenin zu der gewöhnlichen Kulturflüssigkeit (5% Zucker, 1% NH_4NO_3 usw. 50 ccm) ist das Saligenin für *Aspergillus niger* bis 0,25% noch nicht giftig (das Pilzgewicht war 0,212 g), wohl aber bei 0,5 und 1% (hier fand gar keine Entwicklung statt). Für *Penicillium glaucum* und *P. griseum* ist 0,5% giftig (mit 0,25% wurden keine Versuche angestellt).

3) „Witts"-Pepton.

4) Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVIII, 1902. Vergl. auch Wehmer, Botan. Ztg., 1891, 295; Marchal, Zentralbl. f. Bakt., 1895, 2. Abt., I, 753.

5) Und damit auch durch alle Kulturbedingungen, welche die Oxalsäurebildung irgendwie beeinflussen.

6) Ibid., p. 153—167.

halten[1]), durch die Kultur von *Penicillium glaucum* und *Mucor*-Arten dagegen eine alkalische Reaktion annehmen[2]).

Meine Versuche beziehen sich auf *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum* und *P. griseum* (siehe Vers. XIV).

Die von Butkewitsch konstatierten Unterschiede zwischen *Aspergillus niger* und *Penicillium* treten in einer Reihe von sukzessiven Kulturen sofort zu Tage.

Für beide *Penicillium*-Arten finden wir, daß die Kulturflüssigkeit schon nach einer Kultur neutral reagiert, aber nach 2 Kulturen bereits alkalisch.

Bei *Aspergillus niger* ist sie noch nach 2 Kulturen schwach sauer, und erst nach 3 Kulturen wird sie alkalisch.

Für *Penicillium griseum* ist die Entwicklung nach 2, für *P. glaucum* nach 3, und für *Aspergillus niger* erst nach 4 Kulturen sistiert.

Die Gesamtgewichte waren dabei:

Pilzart	*Aspergillus niger*	*Penicillium glaucum*	*Penicillium griseum*
mit 2,5% Pepton[3])	0,765	0,568	0,580
„ 5,0% „	1,126	0,640	0,436
„ 10,0% „	1,765	0,729	0,684
Mittlere Werte	0,219	0,646	0,566

Aspergillus niger ist also imstande, auf Pepton allein merklich weiter als *Penicillium glaucum* und *P. griseum* sich zu entwickeln, indem er das abgespaltene Ammoniak mit der von ihm produzierten Oxalsäure neutralisiert.

Nach einem Zusatz von KH_2PO_4 zu den Kulturflüssigkeiten finden wir überall eine verhältnismäßig gute Entwicklung, d. h. die Wachstumssistierung war tatsächlich nur durch die alkalische Reaktion hervorgerufen.

Ein Vergleich der Erntezahlen (siehe Vers. XIV) für die erste und für die zweite Kultur erlaubt uns auch hier eine starke Beschleunigung der Entwicklung in der zweiten Kultur zu konstatieren.

1) Ibid., p. 153, Vers. 1 und 2; p. 156, Vers. 3.

2) Ibid., p. 159, Vers. 4; p. 161, Vers. 5; p. 164, Vers. 6; p. 165, Vers. 7.

3) Der Peptongehalt wurde nicht konstant gehalten (siehe in der Tabelle).

Zwischen der ersten und der zweiten Kultur fand überall ein Zusatz von nur 1 g Pepton statt; die Unterschiede in den Pilzgewichten der ersten Kultur (zwischen 2,5, 5 und 10 % Pepton) im Vergleich mit den Unterschieden zwischen den Ernten von der ersten und der zweiten Kultur, fallen so klein aus, daß wir letztere in keinem Falle auf die Veränderungen im Peptongehalt zurückführen dürfen.

III. Über die bei einigen Nahrungsbedingungen hervortretende Beschleunigung des Wachstums (bei *Aspergillus niger* van Tieg.).

Wir hatten schon bei der Beschreibung früherer Versuche vielmals Gelegenheit gehabt, nebenbei auf diese interessante Tatsache hinzuweisen[1]).

Wenn wir ferner die zahlreichen Versuche, die Raulin in seinen „Etudes chimiques sur la végétation“[2]) anführt, etwas näher betrachten, so lassen sie uns auch dieselbe Erscheinung konstatieren. Er stellte bekanntlich alle seine Versuche derartig an, daß er nicht nur die erste Ernte, sondern auch die zweite, dritte usw. sukzessiv folgende Ernte eines jeden Versuchs sammelte. Der Zweck dieses Verfahrens war, die dem Pilz dargebotenen Nährstoffe möglichst gut auszunutzen und dementsprechend möglichst große Pilzernten zu bekommen.

In sehr vielen Fällen[3]) ersehen wir aus seinen Zahlen, daß die zwei sukzessiv folgenden, in gleichen Zeiträumen erzeugten Pilzernten wenig verschieden oder gleich sind, und sogar die zweite Ernte oftmals größer ist als die erste. Zuweilen ist dieser Unterschied relativ sehr groß; so finden wir zB. solche Verhältnisse[4]):

---

1) Siehe p. 22, 25, 31.

2) Ann. d. Sc. nat. XI, 1869, s. V.

3) Siehe l. c., p. 215 Exp. du 21 mars No. 4, 5, Exp. du 31 mars No. 3; p. 226 Premier exp. No. 1, 2; p. 228 Troisième exp. No. 2, 3, 4; p. 232 Troisième exp. No. 1, 2, 3, 4, 5; p. 234 Cinquième exp. No. 1, 2, 3; p. 239 Deuxième exp. No. 1, 3; p. 243 Cinquième exp. No. 1, 2; p. 245 Troisième exp. No. 3; p. 246 Cinquième exp. No. 3; p. 248 Septième exp. No. 1, 2, 3, 4; p. 249 Huitième exp. No. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7; p. 251 Neuvième exp. No. 2, dixième exp. No. 1, 2, 3, 4, 5; p. 255 Premier exp. No. 1, 2, 3; p. 262 Exp. 20 octobre No. 2; p. 269 Exp. 23 juin No. 2; p. 270 Premier exp. No. 1, 2.

4) Siehe l. c., p. 255, 251, 249, 232.

1. Ernte	g	4,9	6,5	7,2	6,4	5,0
2. „	„	8,6	10,5	10,0	10,5	2,3
3. „	„	5,8	4,0	3,3	3,7	10,3

Es ist klar, daß unter solchen Bedingungen ein bestimmter Teil der Nährstoffe durch die erste Kultur verbraucht wird, und daß dadurch den folgenden Kulturen bedeutend weniger Nährstoffe zur Verfügung stehen. Trotzdem ist aber das Gewicht der folgenden Kultur oft größer als das der ersten.

Wir können also aus diesen Tatsachen schließen, daß der Pilz im Laufe der ersten Kultur Veränderungen in der Kulturflüssigkeit hervorruft, welche diese für die Pilzentwicklung besonders tauglich machen.

Es schien mir interessant, diese Erscheinung etwas eingehender zu prüfen.

In zwei Versuchen, die im wesentlichen nach dem Raulinschen Verfahren von mir angestellt wurden[1]), also aus einer Reihe von sukzessiven Kulturen auf einem und demselben Substrat, ohne jeden neuen Zusatz von Nährstoffen, bis keine Pilzentwicklung mehr stattfand, bestanden, fand auch ich verhältnismäßig große Unterschiede zwischen den ersten und zweiten Kulturen, nämlich (siehe Vers. XXVI NN 4, 5)

1. Ernte	g	1,823	1,843
2. „	„	3,180	3,075
3. „	„	0,110	0,197

In ihrer vollen Klarheit aber kann diese Erscheinung erst dann hervortreten, wenn in der zweiten und in den weiteren Kulturen der Pilz die Existenzbedingungen findet, die mit denen der ersten Kultur möglichst identisch sind.

Es handelte sich also darum, die Konzentrationen und absoluten Quantitäten der Nährstoffe und alle anderen Kulturbedingungen während der ganzen Versuchsdauer annähernd konstant zu halten.

Wir wissen aber[2]), daß die Konzentration der Salze (KH_2PO_4, $MgSO_4$ und KCl) und sogar der N-Quelle in sehr weiten Grenzen fast ohne Einfluß auf die Pilzentwicklung bleibt[3]). Aus diesem

1) Diese beiden Versuche unterscheiden sich von denen Raulins nur dadurch, dass die Kulturflüssigkeiten nach jeder Kultur wieder auf das frühere Volum (100 ccm) gebracht wurden.

2) Siehe Vers. II und auch p. 5. Vergl. auch Wehmer, Botan. Ztg. 1891, p. 424.

3) Sobald der Salzgehalt höher liegt, als für den Aufbau der Pilzsubstanz notwendig ist, wirken sie wahrscheinlich nur auf osmotischem Wege, und ihre Ansammlung über dieser Grenze kann nur einen schädlichen und in keinem Falle einen befördernden Einfluß auf die Pilzentwicklung ausüben.

Grunde, im Verein mit der Unmöglichkeit, eine einfache und unter den Versuchsbedingungen zulässige Methode für die Salzkontrolle zu schaffen, wurde nur dafür Sorge getragen, daß alle notwendigen Nährsalze (KH_2PO_4, $MgSO_4$, KCl) und die N-Quellen dem Pilz stets im Überschuß zur Verfügung standen.

Das Hauptgewicht jedoch liegt auf den C-Quellen. Da der Verbrauch derselben, verglichen mit dem von Salzen und N-Quellen, und damit auch die durch diesen Verbrauch bedingten Konzentrationsschwankungen, sehr groß sind, und da die Pilzentwicklung durch die Variationen der Quantitäten der C-Quellen auch sehr stark beeinflußt wird, so erweist sich eine wenn auch nur annähernde analytische Kontrolle in diesem Falle als unentbehrlich.

Eine Kontrolle auf analytisch-chemischem Wege war in diesem Fall nicht anwendbar, da sie den Verlust des zu der Analyse genommenen Quantums der Kulturflüssigkeit voraussetzt. Es schien mir darum am vorteilhaftesten, als C-Quelle Dextrose zu wählen und deren Gehalt in der Kulturflüssigkeit durch Polarisation zu bestimmen.

Diese Methode aber muß unter unseren Bedingungen aus vielen Gründen als eine sehr ungenaue betrachtet werden.

Zu der Dextrosedrehung kommt noch die Drehung der N-Verbindungen, in den Fällen, wo N als organische Verbindung gegeben ist, hinzu, und da, wie gesagt, der Gehalt an der N-Quelle in meinen Kulturen ohne jede genaue Kontrolle bleibt, so kann dieser Umstand große Fehler verursachen.

Ferner können sich ja auch im Laufe der Pilzentwicklung irgend welche organische optisch ebenfalls aktive Verbindungen in der Kulturflüssigkeit ausscheiden.

Um genaue Resultate durch Polarisation zu bekommen, muß man bekanntlich für die Bestimmungen immer ungefähr 10prozentige Lösungen anwenden; dieser Forderung konnten wir nun aber auch nicht nachkommen, da wir, je nach dem Verbrauch des Zuckers, im einen Fall sehr kleine, in anderen Fällen sehr hohe Zuckerkonzentrationen der Untersuchung unterwerfen mußten. Es kommt noch der Umstand hinzu, daß sich die Kulturflüssigkeiten, besonders mit höheren Zuckerkonzentrationen, bereits durch die Sterilisierung etwas gelb oder bräunlich färben; die Intensität dieser Färbung wächst allmählich mit der Zahl der Kulturen und liefert somit wieder eine neue Fehlerquelle, indem sie die Genauigkeit der Einstellung des Polarisationsapparats verringert.

Nun wissen wir aber, daß die Polarisation eine sehr große Verwendung in der Zuckerindustrie findet, was teils in der Leichtigkeit und Schnelligkeit der Ausführung dieser Methode, teils aber in einem sehr starken Dominieren des der Bestimmung unterliegenden Stoffes in dem Zuckerrübensaft den übrigen, beigemengten optisch wirkenden Stoffen[1]) gegenüber, seine Erklärung findet.

Ähnlich ist der Fall bei uns. Die Zuckerkonzentration schwankt in unseren Versuchen zwischen 5 und 30%.

Gewöhnlich ist in den Kulturen mit 5% und 10% die ganze Menge, mit 15% fast die ganze Menge des vorhandenen Zuckers nach der Kultur verschwunden, was aus den Tabellen ersichtlich ist, und sich auch durch die Fehlingsche Reaktion nachweisen läßt.

Wir brauchen hier also nach jeder Kultur nur die anfängliche Quantität des Zuckers hinzuzufügen, und können dieserhalb hier die Fehler nicht so groß sein.

Bei den Kulturen mit 20, 25 und 30% ist aber der Gehalt an Zucker im Vergleich mit allen anderen optisch-aktiven Stoffen, die sich in der Kulturflüssigkeit finden können, so groß, daß die durch die letztere verursachten Fehler keine große Bedeutung haben können.

Außerdem ruft bei so großen Konzentrationen sogar eine Erhöhung oder Verminderung des Zuckergehalts um 5% nur einen verhältnismäßig kleinen Effekt hervor[2]).

Wenn wir aber auf die Unterschiede zwischen den Parallelbestimmungen des Zuckers auf Soxhlets titrimetrischem Wege[3]) und durch Polarisation, die fast in allen Kulturen nach der Beendigung des Versuchs ausgeführt wurden und in den Tabellen (Vers. XXII—XXV) angegeben sind, einen Blick werfen, so werden wir uns überzeugen, daß dieser Unterschied nicht so groß ist und nur in einem einzigen Falle etwas über 1,5% steigt, in den meisten Fällen aber unter 1% liegt.

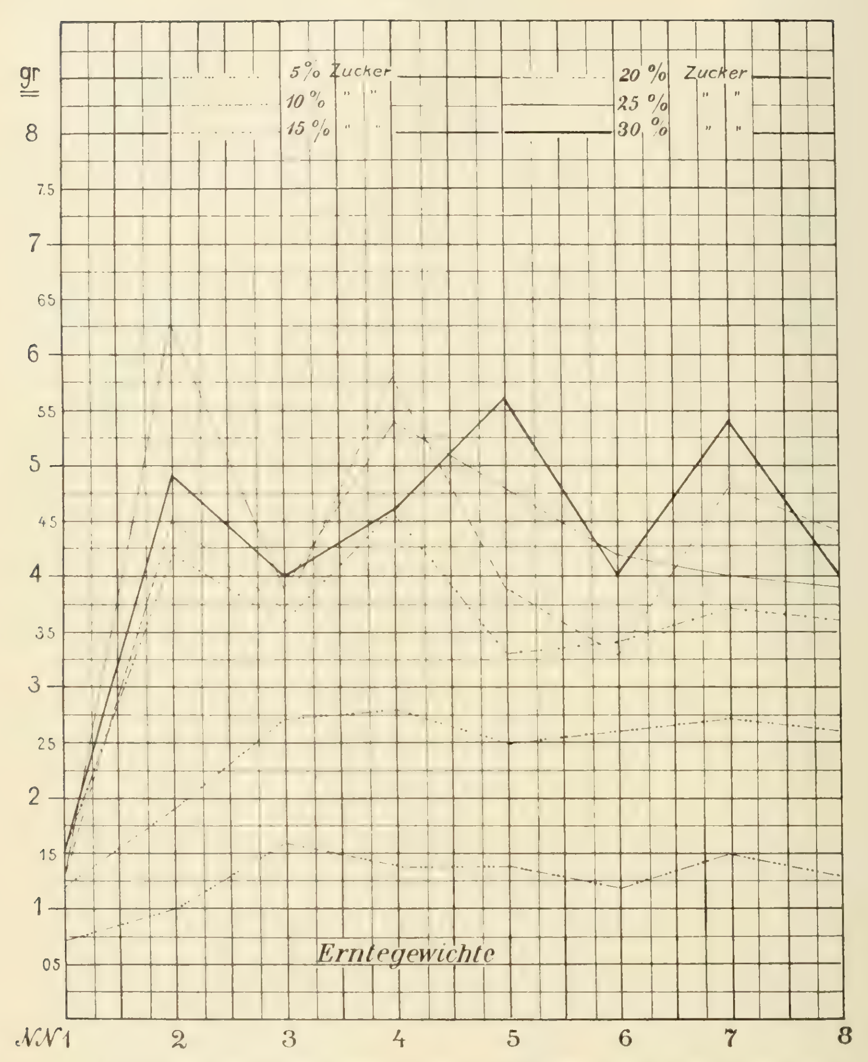
---

1) zB. Asparagin und Glutamin.

2) Siehe Vers. I, III, IV.

3) Die titrimetrische Methode dürfen wir für unseren Fall auch nicht als ganz exakt betrachten, da die Anwesenheit von anderen reduzierenden Stoffen außer Zucker nicht ausgeschlossen ist. Die Möglichkeit aber, durch die Fehlingsche Reaktion die Abwesenheit von Zucker nach der Kultur nachzuweisen (wenn dessen ganze Menge verbraucht ist), erlaubt uns vielleicht den Schluß zu ziehen, daß in der Kulturflüssigkeit keine anderen reduzierenden Stoffe vorhanden sind.

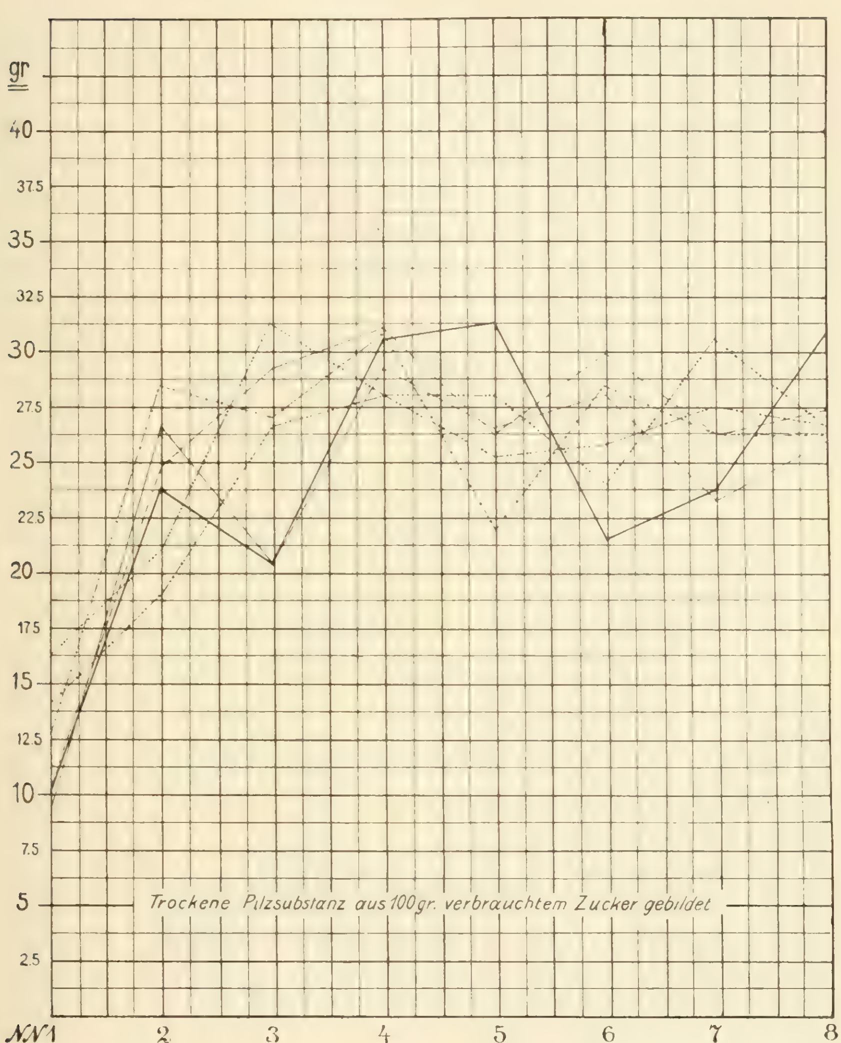
Tafel I.



Aus allem Gesagten können wir schließen, daß, wenn uns auch die betreffende Methode als eine sehr grobe erscheint, wir sie doch für unsere Zwecke unter der Bedingung anwenden dürfen, daß wir aus den mittels dieser Methode erhaltenen Resultaten nur entsprechend allgemeine Schlüsse ziehen und nur die großen Unterschiede der Zahlenwerte beachten, alle Details und Kleinigkeiten aber unbeachtet lassen.

Da ich für alle diese Kulturen das Trockengewicht des Pilzes und die für dieses Trockengewicht verbrauchte Zuckermenge kannte,

Tafel II.



so schien es mir interessant, nicht nur das Pilzgewicht, sondern auch die Werte für den ökonomischen Koeffizienten[1]) als Kriterium der Pilzentwicklung zu berücksichtigen.

Für diese letzteren Zahlen gilt aber die oben erwähnte Warnung in einem noch höheren Grade als für die Pilzgewichte, da in jeder Kultur zu den Fehlern, hervorgerufen durch die Ungenauigkeit der Zuckerbestimmungsmethode, sich hier noch ein bestimmter Verlust

1) Siehe Pfeffer, Pflanzenphys. I, 374. Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, XXVIII, p. 257. Kunstmann, l. c. Flügge, Mikroorganismen, 1896, III. Aufl., I, 152.

der Kulturflüssigkeit gesellt, die mit der Pilzdecke zusammen entfernt worden ist[1]). Auf diese Weise wurden von mir zuerst eine Reihe von Kulturen mit verschiedenen Zuckerkonzentrationen 5, 10, 15, 20, 25 und 30 % und mit weinsaurem Ammon (1,72 %) als N-Quelle angestellt (Vers. XXII).

Die betreffenden Kurven (siehe p. 36—37; auf den Abszissen die NN der Kulturen, auf den Ordinaten die entsprechenden Pilzgewichte in g) zeigen, daß das Pilzgewicht auf allen Zuckerkonzentrationen sehr rasch steigt, in der 2.—3. Kultur auf eine bestimmte, für einige Konzentrationen sehr große Höhe, in den folgenden Kulturen auch sehr hoch bleibt und bis zur achten Kultur in keinem Falle bis zu dem Gewicht der ersten Kultur sinkt.

Für 5 % Zucker steigt das Pilzgewicht in der dritten Kultur auf 1,6 g (gegen 0,7 g der ersten Kultur) und schwankt späterhin nur zwischen 1,2—1,5 g, also nicht stark.

Für 10 % Zucker ist das Maximum auch in der dritten Kultur erreicht; es ist gleich 2,7—2,8 g, während die erste Kultur nur 1,2 g Trockengewicht besitzt; die folgenden Kulturen schwanken zwischen 2,8—25 g, also auch sehr wenig.

Bei allen höheren Konzentrationen[2]) finden wir eine sehr starke Steigerung schon in der zweiten Kultur und später auch verhältnismäßig sehr starke Schwankungen; aber trotz dieser großen Schwankungen sinken die gesamten Kurven nie unter das doppelte Gewicht der ersten Kulturen.

Die Mycelgewichte der ersten Kulturen bei 15, 20, 25 und 30 % Zucker liegen alle sehr nahe aneinander — von 1,3—1,5 g, während in allen späteren Kulturen wir die Gewichte immer höher als 3,3 g finden.

Als maximale Werte haben wir für 25 % Zucker in der zweiten Kultur — 6,3 g Trockengewicht (fünfmal so groß als in der ersten

1) Nach Beendigung der Kultur operierte ich folgendermaßen: die Kulturflüssigkeit wurde in einen reinen Kolben abgegossen und, nachdem die Pilzdecke mittels eines Glasstabes in eine vertikale Lage im Innern des Kolbens gebracht worden, wurde der ganze Kulturkolben mit der Decke auf einem Stativ mit dem Hals nach unten über einem anderen Kolben befestigt und 10—20 Minuten in dieser Lage gelassen, bis die letzten Reste der Kulturflüssigkeit abgetropft waren. Die Decke wurde dann mit einer Pinzette herausgenommen, gut ausgewaschen und getrocknet, während in der Kulturflüssigkeit nach dem Filtrieren die Drehungsgröße bestimmt wurde.

2) Also 15, 20, 25 und 30 %.

Kultur — 1,3 g) und für 20% — 5,8 g (4,5 mal so groß als die erste Kultur — 1,3 g).

Wenn wir jetzt diese Kurven mit denjenigen vergleichen, die uns die Ökonomie, mit welcher der Pilz arbeitet, charakterisieren, uns also zeigen, wieviel Pilzsubstanz aus 100 g verbrauchten Zuckers gebildet worden ist [1]), so werden wir finden, daß diese Kurven [2]) auch in der zweiten und in der dritten Kultur für 5% und 10%, und in der zweiten Kultur der übrigen Zuckerkonzentrationen sehr rasch steigen und später immer auf diesem Niveau bleiben. Sie stimmen also in ihrem Verlauf mit den Pilzgewichtskurven ganz überein.

Die maximalen Steigerungen der Ökonomie sind auch sehr groß; so bildet der Pilz zB. aus 100 g verbrauchten Zuckers in sechs Tagen Trockengewicht:

auf 5% Zucker in der 1. Kultur 16,3 g und in der 3. Kultur 31,3 g, also 1,9 mal soviel,

auf 10% Zucker in der 1. Kultur 14,3 g und in der 4. Kultur 28,0 g, also 2,0 mal soviel,

auf 15% Zucker in der 1. Kultur 12,8 g und in der 4. Kultur 30,8 g, also 2,4 mal soviel,

auf 20% Zucker in der 1. Kultur 10,0 g und in der 4. Kultur 31,2 g, also 3,1 mal soviel,

auf 25% Zucker in der 1. Kultur 9,2 g und in der 4. Kultur 29,3 g, also 3,2 mal soviel,

auf 30% Zucker in der 1. Kultur 10,1 g und in der 5. Kultur 31,3 g, also 3,1 mal soviel.

Die gesamten Erntegewichte aller acht Kulturen, der ihnen entsprechende Zuckerverbrauch und die Verhältnisse zwischen beiden sind dabei folgende:

Bei der Zuckerkonzentration:	5%	10%	15%	20%	25%	30%
Die Gesamternten . . . . g	10,2	19,1	28,0	31,7	33,7	34,3
Der gesamte Zuckerverbr. g	39,6	78,4	110,2	123,1	140,4	143,0
Also aus 100 g verbraucht. Zuckers Pilzsubstanz ausgebildet . . . . g	25,8	24,3	25,4	25,8	24,0	24,0
Wenn die Zahlen für 5% gleich 1 sind, so sind: die Gesamternten . .	1,00	1,87	2,74	3,11	3,30	3,36
Wenn die Zahlen für 5% gleich 1 sind, so sind: der gesamte Zuckerverbrauch	1,00	1,98	2,78	3,11	3,54	3,50

1) Siehe Pfeffer, Pflanzenphys. I, 374, auch bei Kunstmann, l. c.

2) Siehe p. 37.

(Fertsetzung der Tabelle.)

Bei der Zuckerkonzentration:	5 %	10 %	15 %	20 %	25 %	30 %
Und die entsprechenden Zahlen für die erste Kultur: Pilzgewicht . . . g	0,75	1,21	1,55	1,34	1,31	1,52
Zuckerverbrauch g	4,60	8,40	12,10	13,40	14,30	15,10
Also aus 100 g verbraucht. Zuckers Pilzsubstanz ausgebildet . . . . g	16,30	14,30	12,80	10,00	9,20	10,10
Wenn die Zahlen für 5 % gleich 1 sind, so sind: Pilzgewicht .	1,00	1,62	2,08	1,80	1,76	2,03
Zuckerverbr.	1,00	1,84	2,63	2,92	3,12	3,29

Aus den angeführten Zahlen können wir folgende Schlüsse ziehen:

Zuerst sehen wir, daß wir imstande sind, auf ein und derselben Kulturflüssigkeit sehr große summarische Pilzgewichte zu ernten und dementsprechend sehr große Quantitäten Zucker im Stoffwechsel des Pilzes umzuwandeln.

Als maximale Werte finden wir in unseren Versuchen für das Pilzgewicht 34,3 g (auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit) und für den im Pilzstoffwechsel umgewandelten Zucker — 143 g. Aber auch diese Zahlen sind noch nicht die maximalen, da wir nur acht Kulturen vor uns haben, und wir nicht wissen, welche Zahl von Kulturen wir überhaupt ausführen können.

Trotz dieser großen Zahlen bemerken wir, daß sämtliche Pilzgewichtskurven in ihrem Verlauf im allgemeinen nur eine schwache, für 5, 10 und 30 % Zucker gar keine Neigung zum Fallen zeigen.

Anderseits bleiben aber auch die Verhältnisse zwischen verbrauchtem Zucker und produzierter Pilzsubstanz, wie die Kurven zeigen, von der zweiten bis achten Kultur ungefähr konstant. Daraus folgt, daß unter unseren Bedingungen der Pilz in die Kulturflüssigkeit gar keine, oder nur spurenweise irgend welche schädliche Stoffwechselprodukte ausscheidet.

Dagegen müssen wir annehmen, da der Pilz, wie die Kurven zeigen, in den weiteren Kulturen nicht nur viel größere Ernten liefert, sondern dabei auch viel ökonomischer arbeitet, als in den ersten Kulturen, daß durch die Pilzkultur in der Kulturflüssigkeit irgend welche Veränderungen hervorgerufen werden, die die Pilzentwicklung sehr stark befördern.

In gleichen Zeiträumen bekommen wir in den späteren Kulturen viel größere Pilzernten als in den ersten; die Ausbildung der Pilzsubstanz verläuft also hier mit viel größerer Geschwindigkeit.

Zugleich will ich noch darauf hinweisen, daß die Pilzernten (in sechs Tagen) in den ersten Kulturen für verschiedene Zuckerkonzentrationen verhältnismäßig sehr kleine Unterschiede untereinander zeigen. Maximale Unterschiede haben wir hier zwischen 5% Zucker 0,747 g Pilzgewicht und 15% Zucker 1,552 g Pilzgewicht; für 30% Zucker haben wir 1,520 g Pilzgewicht[1]).

Früher[2]) haben wir ausgeführt, daß sogar ein Fehler in der Zuckerbestimmung von 5% bei höheren Zuckerkonzentrationen kaum einen großen Effekt hervorrufen kann[3]).

Aus den zuletzt angeführten Zahlen sehen wir sogar, daß eine Differenz in der Zuckerkonzentration von 25% eine so kleine Schwankung hervorruft, verglichen mit dem Unterschied in der Pilzentwicklung, welche durch den Einfluß der früheren Pilzkultur hervorgerufen wurde, daß wir diesen Einfluß ganz gut unbeachtet lassen können[4]).

Dann ist noch zu bemerken, daß die Pilzernten in den ersten Kulturen mit der Erhöhung der Zuckerkonzentration viel unregelmäßiger steigen, als es in späteren Kulturen geschieht, was aus dem Vergleich der Gewichte der ersten Kulturen mit den Gesamtgewichten von allen acht Kulturen zur Genüge hervorgeht. Das Maximum fällt in den ersten Kulturen auf 15% Zucker, also auf eine verhältnismäßig schwache Konzentration, während die Gesamtgewichte bis 30% Zucker immer steigen, dagegen die absoluten Quantitäten des verbrauchten Zuckers in beiden Fällen von 5% bis 30% ununterbrochen steigen. Diese Erscheinung ist eine Folge der Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit: bekanntlich[5]) ist ja das Wachstum auf höheren Zuckerkonzentrationen etwas langsamer, als auf geringeren, und deshalb werden wir, je nach der Versuchsdauer, ganz verschiedene Kurven für die Pilzgewichte auf den verschiedenen Konzentrationen finden. Nach 2—3 Tagen finden wir zB. auf 5% Zucker ein größeres Pilzgewicht als auf 30%[6]); bei größeren Zeiträumen dagegen wird das Verhältnis umgekehrt.

---

1) Siehe Vers. XXII.

2) Siehe p. 35.

3) Tatsächlich ist dieser Fehler immer viel kleiner, nicht grösser als 2% (s. p. 35).

4) Hierdurch ist die besprochene ungenaue Methode sogar genauer, als es notwendig ist, um unsere Hauptschlüsse ziehen zu können. Auch in späteren Kulturen sind, abgesehen von diesen, auf 5 und 10% die Schwankungen des Pilzgewichtes mit der Zuckerkonzentration kleiner, als dessen Steigerung in der 2. Kultur gegen die 1. Kultur.

5) Siehe Kunstmann, l. c., p. 24, Tab. 3—4.

6) Ders., l. c., Tab. 4.

Tatsächlich zeigt uns nun der Versuch III, daß bei längerer Kulturdauer (15 Tage) das Erntegewicht immer bis zu 40—50% Zucker und verhältnismäßig stark[1]) steigt.

Was hier durch größere Kulturdauer, das wird in unserem Fall durch Vergrößerung der Wachstumsgeschwindigkeit erreicht.

In kurzer Zeit bringt es dann der Pilz zu einer Leistung, zu welcher er unter anderen Bedingungen viel längere Zeit gebraucht hätte; und als Resultat davon beobachten wir in den späteren Kulturen eine Verschiebung des Maximumpunktes nach oben (zu den höheren Konzentrationen) im Vergleich zu den ersten Kulturen, wo die Geschwindigkeit des Wachstums noch normal ist.

Ferner ist noch zu bemerken, daß in den ersten Kulturen[2]) sich der ökonomische Koeffizient mit der Konzentrationssteigerung immer vergrößert, während seine Mittelwerte aus allen acht Kulturen von dem Zuckergehalt unabhängig, konstant bleiben.

Diese Erscheinung läßt sich vielleicht auch auf die Beschleunigung der Geschwindigkeit des Pilzsubstanzaufbaues zurückführen. Denn „im allgemeinen scheint dieser summarische ökonomische Koeffizient unter sonst gleichen Bedingungen für eine schlechter ernährende Kohlenstoffverbindung (also für langsameres Wachsen) geringer auszufallen, als für einen gut ernährenden Körper“[3]) und wir finden, wie erwähnt, bei den höheren Zuckerkonzentrationen gerade ein langsameres Wachstum als bei den niederen, d. h. der Zucker ist bei höheren Konzentrationen eine schlechtere, bei niederen dagegen eine bessere C-Nahrung; aus den Zahlen ersehen wir, daß der ökonomische Koeffizient tatsächlich in den ersten Kulturen bei den höheren Konzentrationen geringer als bei den niederen ist. Da aber die Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit in den späteren Kulturen für die höheren Konzentrationen größer als für die niederen ist, so hat dieser Einfluß in einer ganzen Reihe von Kulturen eine ausgleichende Wirkung auf die ökonomischen Koeffizienten.

Mit weinsaurem Ammon als N-Quelle und mit 20% Zucker wurden noch folgende zwei Versuche angestellt (Vers. XXV).

Das gleiche Volum (100 ccm) der Kulturflüssigkeit wurde nicht,

1) Für 5% 0,460 g Pilzgew., für 40% 2,525 g auf 50 ccm (siehe Vers. III).

2) Mit weinsaurem Ammon als N-Quelle; das gleiche gilt aber auch für Chlorammon.

3) Pfeffer, Pflanzenphys. I, 374.

wie früher, in Erlenmeyersche Kolben, sondern in breite Kristallisierschalen gegossen; die Kulturflüssigkeit hatte also hier eine viel größere Oberfläche und eine viel geringere Höhe. Zu einer von diesen beiden Kulturflüssigkeiten wurden wie gewöhnlich zwei Tropfen Fe_2Cl_6-Lösung zugefügt, zu der anderen dagegen nicht.

Wie die Tabelle Vers. XXV zeigt, haben wir hier, wie schon von vornherein zu erwarten war, eine viel stärkere Pilzentwicklung in den ersten Kulturen, und mit Fe_2Cl_6 etwas bessere als ohne dieses.

Auch eine Steigerung des Pilzgewichtes in späteren Kulturen, gegenüber den ersten, beobachten wir; für die Kulturen ohne Eisen ist sie etwas größer als für die Kulturen mit Eisen; da aber hier die ersten Ernten viel größer sind als in den Erlenmeyerschen Kolben[1]), während die maximalen Pilzernten den früheren ungefähr gleich sind[2]), so ist hier die Steigerung gegenüber den ersten Kulturen relativ viel geringer als in den Versuchen in Erlenmeyerschen Kolben.

Parallel mit dem früher[3]) angeführten Versuch mit weinsaurem Ammon wurde noch ein ganz ähnlicher Versuch mit Chlorammon als N-Quelle angestellt.

Die Tabellen von Vers. XXIII und die Kurven p. 44—45 zeigen uns, daß hier die Verhältnisse ganz andere sind, als bei weinsaurem Ammon. Ich muß vorher darauf hinweisen, daß, wenn wir, wie früher, die Kulturdauer von sechs Tagen annehmen, wir schon in der zweiten Kultur nach Verlauf dieser Zeit fast keine Pilzentwicklung finden; und zwar beobachten wir dabei auf 20, 25 und 30% Zucker gar keine Keimung, auf 5, 10 und 15% ein sehr langsames Wachstum, so daß nach sechs Tagen eine geringe, wenn auch unwägbare Pilzmasse erzeugt ist. Aus diesem Grunde wurde die Dauer der zweiten und ebenso die der dritten Kultur bis auf 20 Tage verlängert.

Nach Verlauf dieser Zeit waren wir imstande, eine beträchtliche Pilzentwicklung konstatieren zu können; dies zeigt uns, daß nach der ersten Kultur die Pilzentwicklung nicht ganz unmöglich geworden ist, sondern nur ihre Geschwindigkeit sehr stark herabgesetzt wurde.

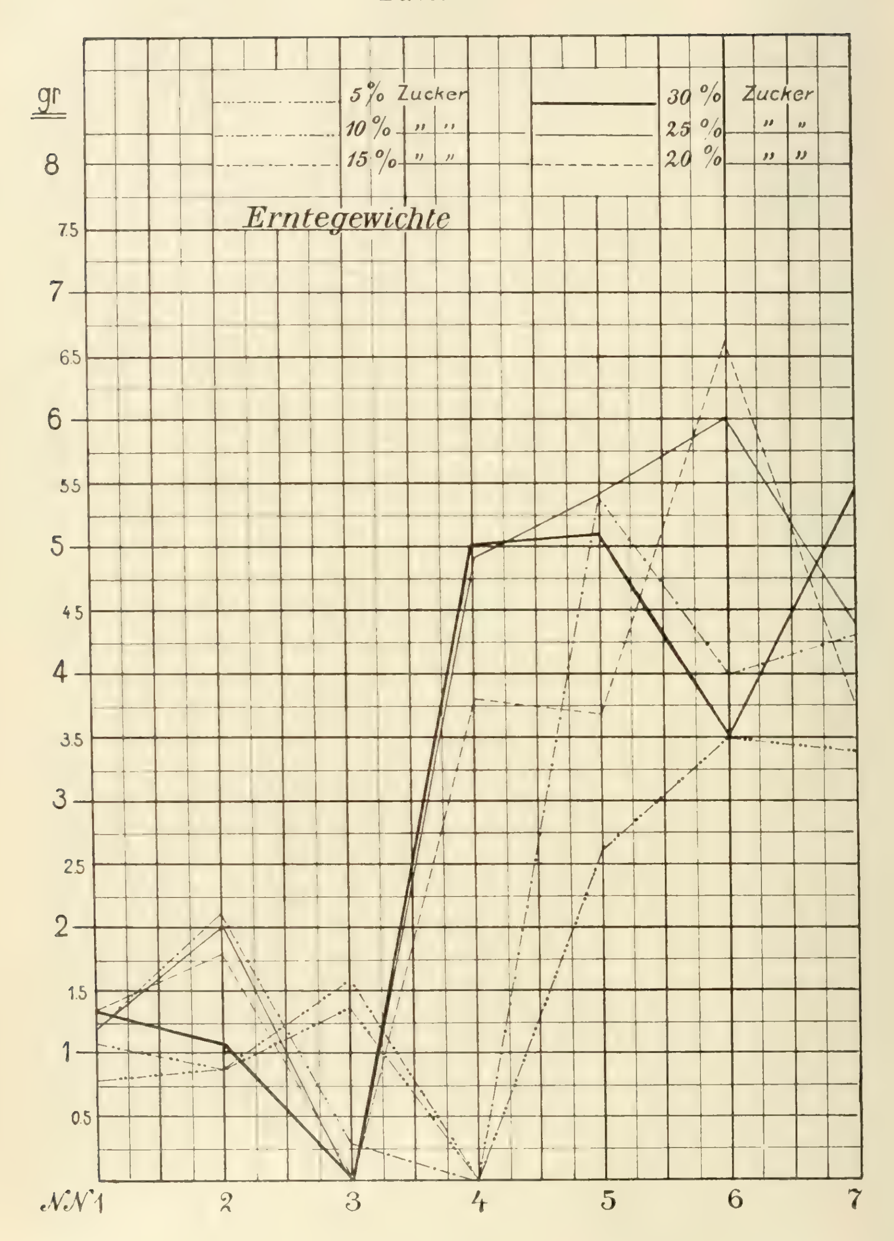
---

1) 4,26 g mit Eisen und 3,55 g ohne Eisen. In den Erlenmeyerschen Kolben auf 20% Zucker mit Eisen 1,345 g.

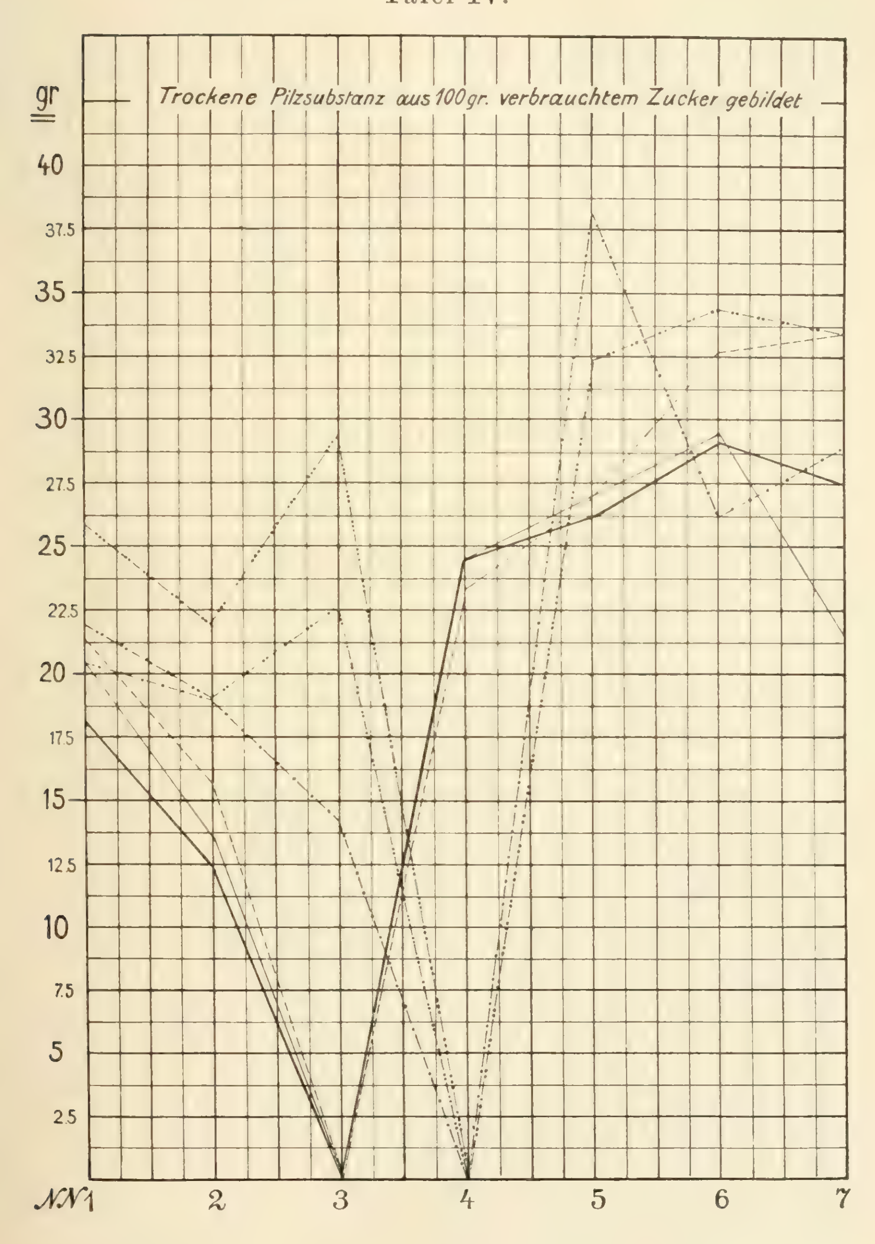
2) 6,73 g ohne Eisen und 5,79 g mit Eisen. In den Erlenmeyerschen Kolben auf 20% Zucker mit Eisen 5,76 g.

3) Siehe Vers. XXII.

Tafel III.


gr
5% Zucker
10% " "
15% " "
30% Zucker
25% " "
20% " "
Erntegewichte
8
7.5
7
6.5
6
5.5
5
4.5
4
3.5
3
2.5
2
1.5
1
0.5
NN 1
2
3
4
5
6
7

Tafel IV.



Trockene Pilzsubstanz aus 100 gr. verbrauchtem Zucker gebildet
gr
40
37.5
35
32.5
30
27.5
25
22.5
20
17.5
15
12.5
10
7.5
5
2.5
NN 1
2
3
4
5
6
7

Wenn wir also die Kurven der Pilzgewichte für eine sechstägige Kulturdauer zeichnen würden, so müßten wir sämtliche Kurven schon in der zweiten Kultur bis zur Abszisse fallen lassen. Auf der Tabelle p. 44—45 sind die Kurven für eine verschiedene Kulturdauer abgebildet: die erste Kultur dauerte sechs Tage, die zweite und dritte dauerte 20 Tage, und alle späteren Kulturen mit Marmorzusatz sind wieder sechstägig.

Auf diese viel längere Kulturdauer können die kleinen Steigerungen der Pilzgewichte in den Kulturen mit 15, 20 und 25% Zucker gegenüber den ersten Kulturen zurückgeführt werden, nicht aber die Steigerungen der dritten Kultur gegenüber der zweiten mit 5 und 10% Zucker, da sowohl die zweite wie die dritte Kultur in 20 Tagen geerntet wurden.

Mit 20tägiger Kulturdauer können wir also etwas weiter gehen; mit 5, 10 und 15% Zucker sind wir imstande, drei, mit 20, 25 und 30% nur zwei sukzessive Ernten zu sammeln; nach diesen Ernten beobachten wir bei allen Konzentrationen des Zuckers, sogar nach 20 Tagen, gar keine Pilzentwicklung; wir dürfen also annehmen, daß die Kulturflüssigkeit für die Pilzentwicklung schon vollständig untauglich geworden ist.

Auch ein Vergleich der Kurven, die eine Ausbildung der Pilzmasse aus 100 g verbrauchten Zuckers repräsentieren, mit weinsaurem Ammon als N-Quelle, zeigt uns das umgekehrte Verhältniß.

Dort steigen diese Kurven in späteren Kulturen gegen die ersten sehr stark, hier dagegen, besonders bei höheren Zuckerkonzentrationen, sinken sie zu der Abszisse herab[1]).

Da die Pilzentwicklung in den zweiten und dritten Kulturen, wie gesagt, sehr langsam vor sich geht, so ist diese Verringerung der Ökonomie wahrscheinlich nicht durch die längere Kulturdauer[2]), sondern durch die schädliche Wirkung der sich in der Kulturflüssigkeit allmählich anhäufenden Chlor-Ionen[3]) bedingt.

1) Für die Kulturen, in denen kein Wachstum eingetreten ist, können selbstverständlich diese Kurven keinen Sinn haben, da der Nenner sowohl als der Zähler des Bruches $\frac{\text{Verbrauchter Zucker}}{\text{Pilzgewicht}}$ in diesem Fall gleich 0 ist, wir also $\frac{0}{0}$ = Unbestimmtheit haben. Da aber diese Kurven gewöhnlich mit den Gewichtskurven in gleichem Sinne verlaufen, und die letzteren in diesen Kulturen bis zur Abszisse fallen, so habe ich auch die „ökonomischen“ Kurven in diesen Fällen bis zur Abszisse fallen lassen.

2) Siehe Pfeffer, Pflanzenphys. I, 374; Kunstmann, l. c., p. 40.

3) und zugleich auch der Wasserstoff-Ionen.

Die summarischen Zahlen sind dabei folgende:

Bei der Zuckerkonzentration	5 %	10 %	15 %	20 %	25 %	30 %
Die Gesamternten . . . . g	3,20	3,60	3,66	3,17	3,22	2,43
Der gesamte Zuckerverbr. g	12,36	16,68	19,23	17,97	20,40	15,98
Also aus 100 g verbraucht. Zuckers Pilzsubstanz ausgebildet . . . . g	25,9	21,6	19,0	17,6	15,7	15,2
Wenn die Zahlen für 5 % gleich 1 sind, so sind: die Gesamternten . .	1,00	1,12	1,14	0,99	1,01	0,76
der gesamte Zuckerverbrauch	1,00	1,35	1,56	1,45	1,65	1,29
Und die entsprechenden Zahlen für die erste Kultur: Pilzgewicht	0,79	1,12	1,25	1,32	1,22	1,31
Zuckerverbrauch g	3,08	5,09	6,12	6,15	5,91	7,12
Also aus 100 g verbraucht. Zuckers Pilzsubstanz ausgebildet . . . . . . g	25,8	22,1	20,5	21,4	20,5	18,3
Wenn die Zahlen für 5 % gleich 1 sind, so sind: Pilzgewicht .	1,00	1,42	1,58	1,67	1,54	1,66
Zuckerverbr.	1,00	1,65	1,99	2,00	1,92	2,31

Aus diesen Zahlen ersehen wir, daß die Gesamternten, die überhaupt eine und dieselbe Kulturflüssigkeit zu liefern imstande ist, verhältnismäßig sehr gering sind. Während wir mit weinsaurem Ammon als Maximum unter allen acht Kulturen 34,3 g[1]) hatten, finden wir hier nicht mehr als 3,7 g; dementsprechend sind wir imstande, mit Ammoniumchlorid nicht mehr als 20,5 g Zucker (mit weinsaurem Ammon aber mehr als 140 g)[2]) durch den Pilz verarbeiten zu lassen.

Es ist interessant, festzustellen, daß die Ökonomie, mit der der Pilz seine Leibessubstanz aufbaut, für die ersten Kulturen bei Chlorammon höher ist, als bei weinsaurem Ammon; so bildet der Pilz aus 100 g verbrauchten Zuckers in sechs Tagen in der ersten Kultur Trockensubstanz

	bei 5 %	10 %	15 %	20 %	25 %	30 % Zucker	
mit Chlorammon	25,8 g	22,1 g	20,5 g	21,4 g	20,5 g	18,3 g	i. Mittel 21,4 g,
mit weinsaurem Ammon . .	16,3 g	14,3 g	12,8 g	10,0 g	9,2 g	10,1 g	i. Mittel 12,1 g.

Gerade umgekehrte Verhältnisse finden wir aber, wenn wir nicht die Zahlen für die erste Kultur, sondern die gesamten Werte einer Reihe von Kulturen betrachten; hier erweist sich, daß der

1) und die Grenze war dabei noch garnicht erreicht. Siehe Tab. Vers. XXII, Kultur auf 30 % Zucker.

2) Vergl. Tab. p. 39—40.

Pilz mit weinsaurem Ammon ökonomischer arbeitet als mit Chlorammon; er bildet nämlich aus 100 g Zucker in sechs Tagen

bei	5%	10%	15%	20%	25%	30% Zucker	
mit Chlorammon	25,9g	21,6g	19,0g	17,6g	15,7g	15,2g	i. Mittel 19,2g,
mit weinsaurem Ammon . .	25,8g	24,3g	25,4g	25,8g	24,0g	24,6g	i. Mittel 25,0g.

Hier taucht nun aber die Frage auf, welche quantitativen Verhältnisse wir beobachten werden, wenn wir die schädliche Anhäufung von freien Chlor-Ionen (richtiger H-Ionen), die bei dem N-Konsum aus NH_4Cl stattfindet, durch Neutralisierung beseitigen.

Die Neutralisierung der Kulturflüssigkeiten fand nach jeder Kultur durch Zusatz von 5 g Marmorpulver statt[1]).

Wenden wir uns jetzt zu den Kurven p. 44—45, so zeigen uns diese, daß sofort nach dem Marmorzusatz (also in der fünften Kultur für 10 und 15% Zucker[2]) und in der vierten Kultur für 20, 25 und 30%) die Pilzgewichte sehr stark steigen, und wir sie in späteren Kulturen (bis zur siebten) immer viel größer als vor dem Marmorzusatz finden. Die Ernten steigen nämlich vor dem Marmorzusatz in keinem Falle höher als bis 2 g[3]), und nach dem Marmorzusatz sind sie nie geringer als 2,6 g[4]); im allgemeinen sind sie sogar noch viel höher.

Als maximale Werte haben wir hier:

6,6 g für 20% Zucker,
6,0 g für 25% Zucker,
5,4 g für 15 und 30% Zucker und
3,5 g für 10% Zucker.

Ebenso steigen nun aber auch die Kurven der Pilzsubstanzausbildung pro 100 g verbrauchten Zuckers sehr merklich; der Pilz

---

1) Dieses Marmorpulver war durch Zerreiben von Marmor in einem eisernen Mörser und nachfolgender, ungefähr 2 Min. langer Abschlämmung präpariert worden. Zum Gebrauche kamen die nach 2 Min. sich niederschlagenden Teilchen. Da dieses Pulver grob genug ist, lagert es sich sehr rasch auf den Boden, sodaß die Flüssigkeit ganz klar wird; anderseits ist es fein genug, um die Flüssigkeit nicht zu langsam zu neutralisieren. Die Anwendung eines solchen Marmorpulvers ist viel bequemer als diejenige der geschlämmten Kreide, die gar zu fein ist.

2) Die Kultur mit 5% Zucker ging leider verloren.

3) Mit 15 und 25% Zucker in der 2. Kultur in 20 Tagen. Siehe Kurve p. 44 und Tab. Vers. XXIII.

4) Mit 10% Zucker in der 5. Kultur in 6 Tagen. Siehe Kurve p. 44 und Tab. Vers. XXIII.

arbeitet also nach dem Marmorzusatz viel ökonomischer als vor dem Zusatz.

Wir sehen auch, daß weder die Pilzgewichtskurven noch die „ökonomischen“ Kurven eine bestimmte, klar ausgesprochene Tendenz zum Fallen in ihrem weiteren Laufe haben, was darauf hinweist, daß der Pilz außer der durch Marmorzusatz beseitigten, freiwerdenden Salzsäure keine anderen (oder nur sehr schwache) schädlichen Veränderungen in der Kulturflüssigkeit verursacht.

Es ist jetzt interessant, die Resultate, die wir für Chlorammon mit Marmorzusatz als N-Quelle erhalten haben, mit denen für weinsaures Ammon (ohne Marmorzusatz) zu vergleichen, um die Frage zu entscheiden, ob vielleicht das Chlorammon durch die Beseitigung der disponibel werdenden Salzsäure eine ebenso gute N-Quelle geworden ist wie das weinsaure Ammon.

Tatsächlich sehen wir aus der Vergleichung der Kurven auf p. 36, 37 mit denen p. 44, 45, daß die Pilzernten, wie auch die Ökonomie der Pilzarbeit für Chlorammon mit denen für weinsaures Ammon im wesentlichen übereinstimmen, sobald der Marmorzusatz stattfand.

Wenn wir die mittleren und die maximalen Werte für beide Fälle bei allen Zuckerkonzentrationen zusammenfassen, so finden wir folgendes:

Zuckerkonzentration	Pilzgewichte				Aus 100 g verbraucht. Zuckers Pilzsubstanz ausgebildet			
	weinsaur. Ammon		Chlorammon		weinsaur. Ammon		Chlorammon	
	mittl.	maxim.	mittl.	maxim.	mittl.	maxim.	mittl.	maxim.
10 %	2,4 g	2,8 g	3,15 g	3,5 g	24,3 g	28,0 g	33,7 g	34,5 g
15 %	3,5 „	4,6 „	4,6 „	5,4 „	25,4 „	30,8 „	31,1 „	38,1 „
20 %	4,0 „	5,8 „	4,5 „	6,6 „	25,8 „	31,2 „	29,2 „	33,6 „
25 %	4,2 „	6,3 „	5,2 „	6,0 „	24,0 „	29,3 „	25,8 „	29,6 „
30 %	4,3 „	5,6 „	4,8 „	5,4 „	24,6 „	39,3 „	26,6 „	29,2 „
Mittl.	3,68	**5,02**	4,46	**5,38**	24,82	**31,72**	29,28	**33,0**

Chlorammon ist also unter solchen Bedingungen mindestens eine gleichwertige, sogar eine etwas bessere N-Quelle als weinsaures Ammon, worauf schon die mittleren Werte der Erntegewichte und besonders die mittleren Zahlen der ökonomischen Koeffizienten hinweisen. Der Pilz arbeitet mit Chlorammon (+ Marmor) merklich ökonomischer als mit weinsaurem Ammon.

Außerdem wurden noch Versuche mit Ammonnitrat und auch solche mit Chlorammon als N-Quelle angestellt, jedoch wurde hier schon bei Beginn des Versuches ein Zusatz von Marmor gegeben[1]) (Vers. XXIV).

In diesem Fall finden wir, wie auch schon Wehmer[2]) vielmals beobachtet hatte, eine starke Erniedrigung des Wachstums[3]) im Gegensatz zu den Kulturen ohne Marmorzusatz.

Wir bekommen hier[4]) in den ersten Kulturen nur 0,215 g Pilzgewicht für Chlorammon und 0,235 g Pilzgewicht für Ammonnitrat, während wir ohne Marmorzusatz für Chlorammon 1,317 g[5]) und für Ammonnitrat 1,105 g[6]) unter gleichen Bedingungen erhalten, also eine ganz klar ausgesprochene Erniedrigung.

Aber schon in der zweiten Kultur steigt, wie die Kurve auf S. 52 zeigt, das Pilzgewicht mit Chlorammon auf seine gewöhnliche Höhe, 1,2 g; in der dritten Kultur erreicht es die Höhe von 4,2 g, in der vierten jene von 3,8 g. Bei Ammonnitrat steigt die Kurve schon in der zweiten Kultur auf 2,6 g, also ungefähr 2,4 mal höher als für die gewöhnliche Ernte (ohne Marmor), 1,1 g. Später aber steigt sie nicht weiter, sondern bleibt in der dritten und vierten Kultur auf diesem Niveau, das jedoch immer niedriger liegt als bei der Kurve für Ammonchlorid.

(Mit Chlorammon ohne Marmor haben wir, wie gesagt[7]), unter den gleichen Bedingungen, bei gleicher Kulturdauer (6 Tagen), schon in der zweiten Kultur keine Entwicklung mehr.)

Mit Marmorzusatz finden wir, ebenso wie bei Chlorammon, auch bei Ammonnitrat nicht nur eine starke Wachstumserniedrigung, sondern auch eine noch stärkere Erniedrigung[8]) der Ökonomie, mit welcher der Pilz den Zucker verbraucht (siehe die Kurven p. 53).

Auf Chlorammon (+ Marmor) bildet *Aspergillus niger* in der ersten Kultur aus 100 g verbrauchten Zuckers nur 3,82 g, auf

1) Diese Versuche wurden nur mit einer Zuckerkonzentration, nämlich mit 20%. ausgeführt; das Volum war dabei wie gewöhnlich 50 ccm, die Kulturdauer betrug 6 Tage. Siehe Vers. XXIV.

2) Botan. Ztg. 1891, p. 355 und Tab. I—III. Siehe auch Butkewitsch, Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVIII, 1902, p. 178.

3) In den ersten Kulturen.

4) Siehe Vers. XXIV.

5) Siehe Vers. XXIII.

6) Aus einem in den Tabellen nicht angeführten Versuch.

7) Siehe p. 46.

8) In den ersten Kulturen.

Ammonnitrat (+ Marmor) 4.52 g Trockensubstanz, während er auf Chlorammon ohne Marmor 21.4 g bildet; in den späteren Kulturen dagegen sehen wir auch in dieser Hinsicht eine sehr starke Begünstigung der Pilzentwicklung; es wurde nämlich aus 100 g verbrauchten Zuckers Trockensubstanz ausgebildet:

	1. Kult.	2. Kult.	3. Kult.	4. Kult.
mit Chlorammon (+ Marmor)	3.82 g	15,6 g	29,3 g	25,3 g
mit Ammonnitrat (+ Marmor)	4.52 g	27,8 g	24.5 g	21,3 g

Weiter wurden noch ähnliche Parallelversuche mit oxalsaurem und weinsaurem Ammon mit und ohne Marmorzusatz angestellt. Leider war aber eine Bestimmung des Zuckers durch Polarisation in den Kulturen mit Marmorzusatz hier unmöglich, da die betreffenden Kulturflüssigkeiten nach der Sterilisierung tiefbraun geworden waren. Ich fügte darum zu diesen Kulturen immer nur 10 g Zucker hinzu.

In den ersten Kulturen ist oxalsaures Ammon[1]) (Vers. XXIV) eine etwas bessere N-Quelle als weinsaures Ammon[2]).

Marmorzusatz ruft bei weinsaurem Ammon ebenso wie bei Ammonnitrat und Chlorammon in den ersten Kulturen eine Erniedrigung des Wachstums hervor, tut dies aber nicht bei oxalsaurem Ammon.

So haben wir für die Kulturen

mit:	weinsaur. Ammon	oxals. Ammon
mit Marmor	1,400 g	2,815 g
ohne Marmor	2,335 g	2,590 g

Bei weinsaurem Ammon mit Marmor beobachten wir in den weiteren Kulturen eine sehr große Steigerung (in der ersten Kultur 1,40 g, in der zweiten 5,145 g)[3]).

Bei weinsaurem Ammon ohne Marmor haben wir eine Steigerung wie in den früheren Versuchen. Oxalsaures Ammon ohne Marmor gibt auch eine Steigerung, die der für weinsaures Ammon ähnlich ist (Vers. XXIV):

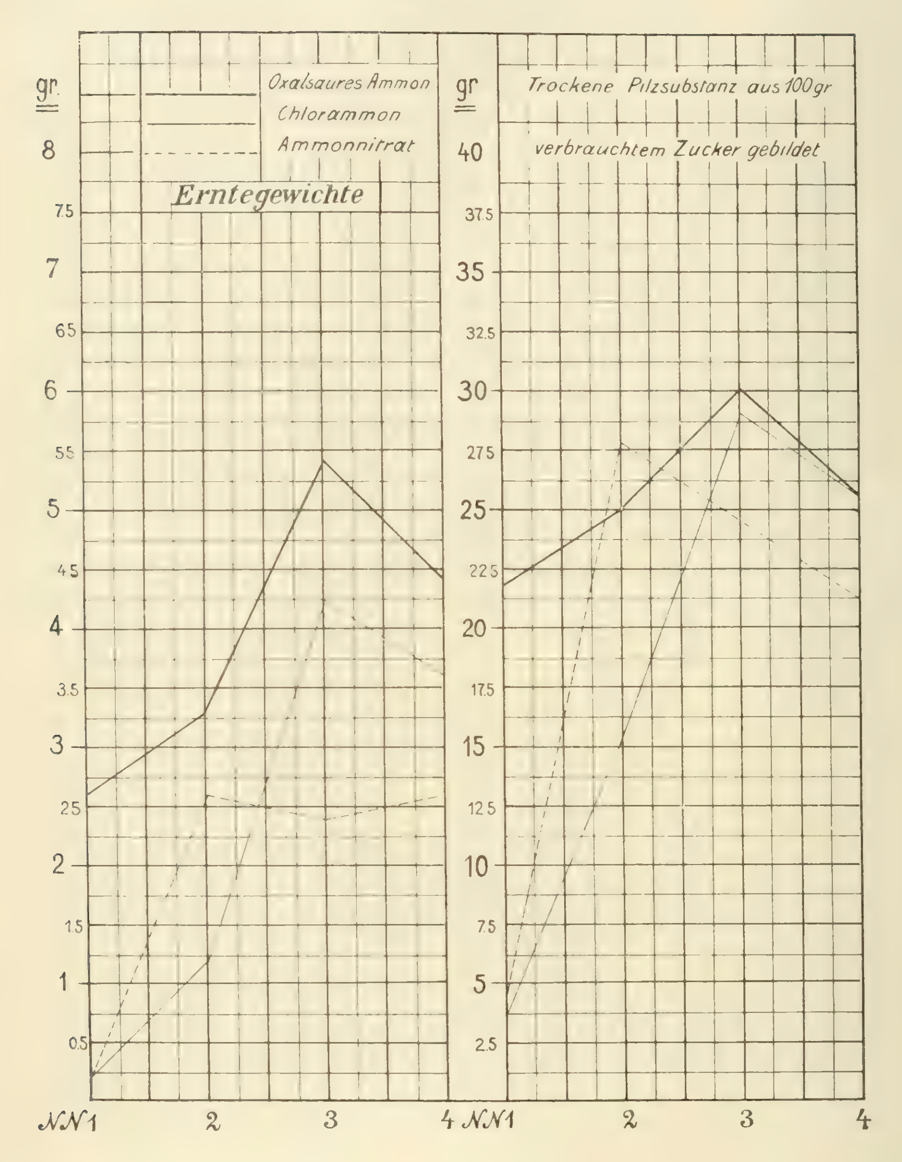
---

1) Ohne Marmor.

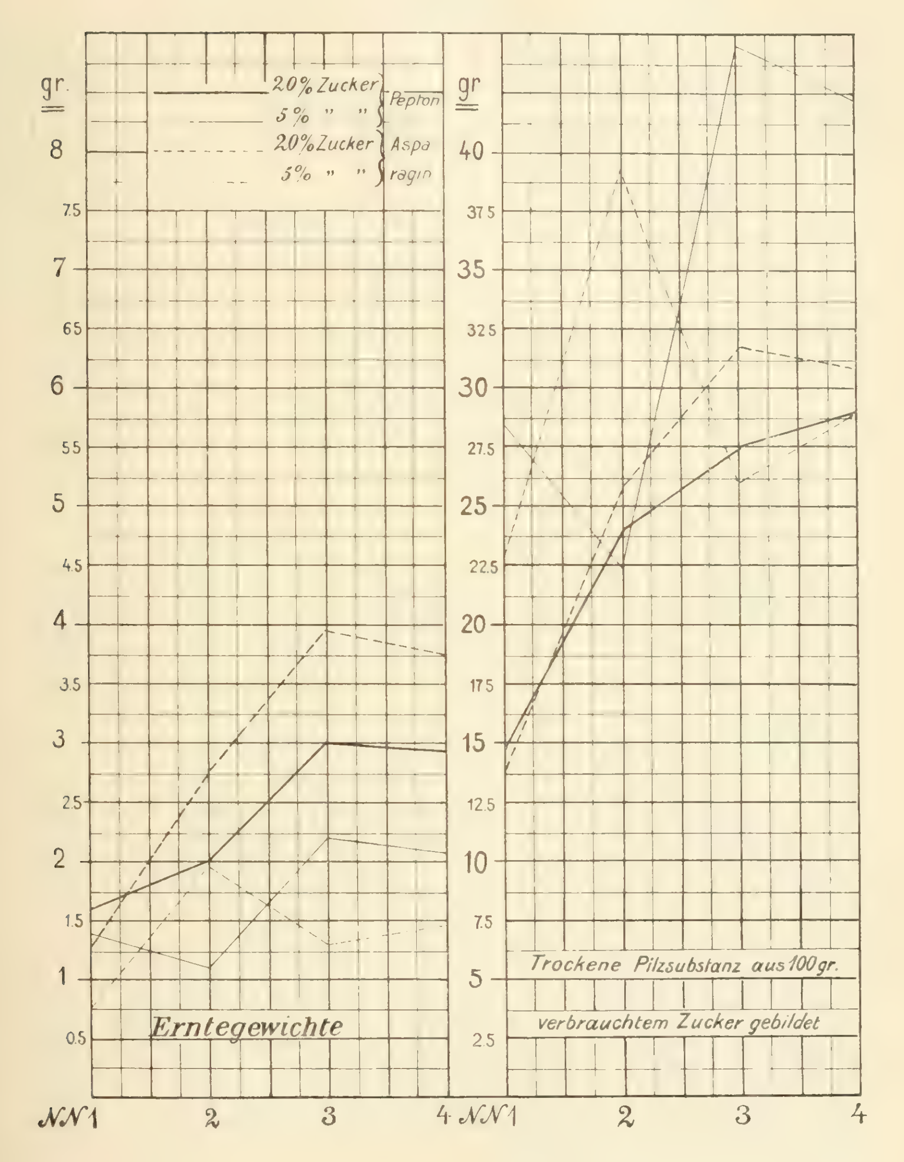
2) Obgleich in dieser Kultur, wie gesagt, die Zuckerbestimmungen nicht ausgeführt werden konnten, so ist dennoch diese Steigerung so groß, daß wir sie nicht auf die Veränderung des Zuckergehalts zurückführen dürfen.

3) Siehe Anm. p. 51.

Tafel V.


gr.
Oxalsaures Ammon
Chlorammon
Ammonnitrat
Erntegewichte
8
7.5
7
6.5
6
5.5
5
4.5
4
3.5
3
2.5
2
1.5
1
0.5
№№ 1
2
3
4
gr
Trockene Pilzsubstanz aus 100 gr verbrauchtem Zucker gebildet
40
37.5
35
32.5
30
27.5
25
22.5
20
17.5
15
12.5
10
7.5
5
2.5
№№ 1
2
3
4

Tafel VI.


gr.
20% Zucker
5% " "
Pepton
20% Zucker
5% " "
Aspa ragin
8
7.5
7
6.5
6
5.5
5
4.5
4
3.5
3
2.5
2
1.5
1
0.5
Erntegewichte
№№ 1
2
3
4
gr
40
37.5
35
32.5
30
27.5
25
22.5
20
17.5
15
12.5
10
7.5
5
2.5
Trockene Pilzsubstanz aus 100 gr.
verbrauchtem Zucker gebildet
№№ 1
2
3
4

mit weinsaurem Ammon von 2,33 g der ersten Kultur auf 4,86 g der vierten Kultur,
mit oxalsaurem Ammon von 2,59 g der ersten Kultur auf 5,37 g der dritten Kultur.

Bei oxalsaurem Ammon mit Marmor finden wir eine relativ schwache Steigerung: nach drei Kulturen können wir aber keine Pilzentwicklung mehr beobachten[1]).

Außer Ammonsalzen wurden noch auf dieselbe Weise Pepton[3]) und Asparagin[2]) als N-Quelle bei 5 und 20% Zucker untersucht (Vers. XXV). Bei einem so großen Gehalt an Zucker, wie 20% (also 20 g) es sind, muß die Bedeutung von Pepton und Asparagin als C-Quellen sehr gering sein, obgleich sie sogar durch die Dextrose nicht gänzlich geschützt wurden.

Bei großem Zuckergehalt findet nach Butkewitsch[3]) (in den Kulturen mit 4% Pepton und 10% Zucker auf 100 ccm) keine Ammoniakanhäufung in der Kulturflüssigkeit statt, wie sie ohne Zucker zutage tritt.

Mit 0,2% Zucker und mit 6% Zucker (auf 50 ccm) konnte er dagegen eine Ammoniakanhäufung nachweisen[4]); hier war die ganze Menge des Zuckers am Ende des Versuchs verschwunden. Da wir in unseren Kulturen auf 5% Zucker auch gewöhnlich einen totalen Zuckerverbrauch finden, so können wir hier auch eine Ammoniakanhäufung und vielleicht auch eine damit verbundene Veränderung der Reaktion der Kulturflüssigkeit erwarten.

Die Prüfung zeigte uns tatsächlich[5]), daß nach drei Kulturen die Kulturflüssigkeit in den Kulturen mit 20% Zucker noch stark sauer[6]), mit 5% dagegen neutral oder ganz schwach sauer reagierte.

In den ersten Kulturen sind die Ernten mit diesen beiden

1) Die Kulturflüssigkeit reagierte dabei auf Lackmus alkalisch; befeuchtete rote Lackmuspapierstreifen wurden, in die Atmosphäre der Kulturkolben gehängt, sehr rasch blau; aus der Kulturflüssigkeit entweicht also wegen ihrer alkalischen Reaktion freies, resp. kohlensaures Ammoniak. In dieser alkalischen Reaktion der Kulturflüssigkeit glaubte ich zunächst die Ursache der Pilzentwicklungshemmung zu finden; aber nach der Ansäuerung mit Phosphorsäure fand auch keine Pilzentwicklung statt. — Dieser Versuch wurde übrigens nicht wiederholt, und da dessen Resultat ganz vereinzelt dasteht, darf ich keine Schlüsse daraus ziehen.

2) Pepton 1,75%, und Asparagin 1,23% = 1% Chlorammon an N-Gehalt.

3) Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVIII, 1902, p. 205—206.

4) Ebenda, p. 204. Wahrscheinlich gilt das gleiche auch für Asparagin.

5) Siehe Vers. XXV.

6) Gegen Lackmus.

N-Quellen ziemlich groß; mit Pepton sind sie für beide Konzentrationen etwas größer als für Asparagin (siehe die Kurven p. 53).

In den späteren Kulturen beobachten wir auch hier eine Steigerung der Pilzernten[1]).

Diese Steigerung ist für Pepton (bei 20% Zucker) geringer als für Asparagin. So haben wir (Vers. XXV):

	mit Pepton	mit Asparagin
in der 1. Kultur	1,61 g	1,23 g
in der 3. Kultur	3,05 g	3,95 g

In einer Reihe sukzessiver Kulturen zeigt sich also Asparagin als eine etwas bessere N-Quelle als Pepton, währendin den ersten Kulturen ein umgekehrtes Verhältnis vorhanden zu sein scheint.

In den Kulturen mit 5% Zucker sehen wir auch in den ersten zwei Kulturen[2]) ähnliche Verhältnisse:

	mit Pepton	mit Asparagin
in der 1. Kultur	1,42 g	0,76 g
in der 2. Kultur	1,12 g	1,96 g

Die Ökonomie der Pilzarbeit steigt auch mit der Steigerung der Erntegewichte und erreicht (wie die Kurven p. 53 zeigen) eine besondere Höhe in den Kulturen mit 5% Zucker, so zB. 39,3 g Trockensubstanz aus 100 g verbrauchten Zuckers für Asparagin und 44 g für Pepton.

Im allgemeinen ist mit Pepton und Asparagin die Wachstumsbeschleunigung durch die vorhergehende Pilzkultur, also die maximale Höhe, die das Pilzgewicht in einer Reihe von sukzessiven Kulturen erreichen kann, niedriger als mit Ammonsalzen[3]).

Wenn wir nun jetzt die Resultate für alle von uns untersuchten N-Quellen zusammenfassen und miteinander vergleichen, so werden wir das auf p. 56 folgende finden.

Wir finden die maximalen Zahlen in allen acht Kolumnen bei Chlorammon mit Marmor, wenn letzterer nicht bei Beginn des Versuchs, sondern erst nach den zwei ersten Kulturen, sobald die Kulturflüssigkeit schon durch die Anhäufung von Chlor-Ionen ungeeignet für die Pilzentwicklung geworden war, zugegeben wurde.

1) Wir müssen hierbei hauptsächlich den Zahlen für 20% Zucker unsere Aufmerksamkeit zuwenden, da in den Kulturen mit 5% Zucker das Bild durch die erwähnte Veränderung der Reaktion ein verwickeltes geworden sein kann.

2) Wenn die Reaktion der Kulturflüssigkeit noch nicht stark verändert ist.

3) Mit weinsaurem und oxalsaurem Ammon ohne Marmor und mit Chlorammon und Ammonnitrat bei Marmorzusatz.

Mit 20% Zucker. Vol. = 100 ccm; t = 25—26° C. Kulturdauer 6 Tage.	Erntegewichte g				Aus 100 g verbr. Zuckers Pilzsubstanz ausgebildet g			
	Die ersten Kulturen	Mittl. aus d. 4 erst. Kulturen	Max. aus d. 4 erst. Kulturen	Mittl. aus d. 2., 3. u. 4. Kultrn.	Die ersten Kulturen	Mittl. aus d. 4 erst. Kulturen	Max. aus d. 4 erst. Kulturen	Mittl. aus d. 2., 3. u. 4. Kultrn.
Weinsaures Ammon	1,34	3,85	5,76	4,65	10,00	23,80	31,20	28,40
Oxalsaures Ammon	2,59	3,90	5,37	4,34	21,70	25,50	30,20	26,80
Chlorammon + Marmor[1]) . . .	0,215	2,32	4,24	3,02	3,80	18,50	29,30	23,40
Ammonnitrat + Marmor . . .	0,235	1,96	2,62	2,54	4,50	19,50	27,80	24,50
Asparagin	1,23	2,92	3,95	3,48	13,90	25,50	31,50	29,40
Pepton	1,61	2,41	3,05	2,68	14,90	23,90	29,20	27,00
Chlorammon mit Marmor[2]) . .	**3,80**	**4,47**	**6,58**	**4,69**	**23,40**	**28,70**	**33,60**	**31,20**
Chlorammon ohne Marmor[3]) . .	1,32	—	1,85	—	21,40	—	21,40	—

Ammonchlorid ist in diesem Falle die beste N-Quelle für *Aspergillus niger*, sowohl in bezug auf die erzeugten Pilzgewichte als auch in bezug auf die Ökonomie des Zuckerverbrauchs.

An zweiter Stelle steht scheinbar oxalsaures oder weinsaures Ammon. Das erste hat größere Gewichte für die erste Kultur ergeben und scheint etwas günstiger in ökonomischer Hinsicht zu sein; das zweite aber gestattet uns etwas höhere maximale Ernten zu erhalten.

Weiter aber finden wir schon ganz verschiedene Verhältnisse, je nachdem wir die ersten Kulturen oder die folgenden (also die zweiten, dritten und vierten) Kulturen vergleichen.

Eine N-Quelle, die in der ersten Kultur zu den besten gehört, wie zB. Pepton, das hier auf dem dritten Platze steht, kann in den vierten Kulturen weit hinter anderen N-Quellen rangieren; aus der späteren Kolumne sehen wir, daß Pepton auf den sechsten Platz verschoben worden ist.

Wir sehen, daß unter der Bedingung, daß die Anhäufung von schädlichen anorganischen Säuren (bei N-Konsum aus deren Am-

1) Für den Versuch, wo der Marmorzusatz schon bei Beginn des Versuchs stattfand.

2) Für den Versuch, wo der Marmorzusatz nach dem vollständigen Aufhören der Pilzentwicklung, also nach zwei Kulturen, stattfand.

3) Hier war die Dauer der ersten Kultur 6 Tage, die der anderen aber 20 Tage, und da hier im ganzen nur zwei Kulturen möglich waren, so können wir die mittleren Werte nicht ausrechnen.

monsalzen) resp. von Basen (bei N-Konsum aus Pepton und Asparagin) durch Marmorzusatz, resp. durch großen Gehalt an Zucker, beseitigt wird, der *Aspergillus niger* mit allen untersuchten N-Quellen die Fähigkeit besitzt, im Laufe seiner Entwicklung in der Kulturflüssigkeit einige, die Wachstumsgeschwindigkeit beschleunigende Veränderungen hervorzurufen; quantitativ ist diese Beschleunigung von der Qualität der N-Quelle sehr stark abhängig.

Mit einigen N-Quellen, insbesondere mit Chlorammon, beobachten wir eine sehr große, mit anderen, zB. mit Ammonnitrat und Pepton, eine relativ viel geringere Beschleunigung.

Wenn wir uns jetzt nach den Ursachen fragen, welche diese Beschleunigung der Geschwindigkeit der Pilzmassenausbildung hervorrufen, so können wir folgende drei Möglichkeiten voraussetzen.

Der Pilz könnte vielleicht im Laufe seiner Entwicklung irgend welche organische Verbindungen in die Kulturflüssigkeit ausscheiden, die ihm später besser als die dargebotenen Nährstoffe mit Kohlenstoff versorgten; dies ist aber ganz unwahrscheinlich, da wir dem Pilz Dextrose darbieten, und wir keine andere C-Quelle kennen, die für *Aspergillus niger* noch besser wäre.

Der Pilz könnte aber auch N-Verbindungen ausscheiden[1]), die bessere N-Quellen als die dargebotenen wären; doch kennen wir auch hier bis jetzt keine N-Verbindung[2]), die eine so unvergleichlich bessere N-Quelle gegenüber dem weinsauren Ammon oder dem Pepton[3]) wäre.

Außerdem zeigen uns die Analysen[4]) der Kulturflüssigkeit, daß mit weinsaurem Ammon als N-Quelle nach den Kulturen sich fast die ganze Menge des vorhandenen Stickstoffs als Ammoniak-Stickstoff erweist.

Wir finden nämlich in den Parallel-Kulturen mit den Ernten 1,823 g (I) und 1,843 g (II), auf 20% Zucker bei 100 ccm Volum, bei 25—26° C. nach sechs Tagen in 25 ccm der Kulturflüssigkeit

	I	II
Gesamt-N	44,94 mg	45,50 mg
NH_3-N	41,79 mg	42,56 mg,
also nicht-NH_3-N	3,15 mg	2,94 mg

1) Vergl. Nägeli, Theorie d. Gährung, 1879, 79, 105. Gayon et Dubourg, C. R. 1886, t. 102, p. 978. Pfeffer, Pflanzenphys. I, 89.

2) Siehe bei Czapek, l. c.

3) Beide werden zu den besten N-Quellen gerechnet.

4) Siehe Vers. XXVII, No. 5 und 6.

Die gefundenen Werte für den anderweitigen, nichtammoniakalischen N liegen aber schon innerhalb der Fehlergrenzen[1]).

Aus allem Gesagten folgt, daß auch unsere zweite Voraussetzung ganz unwahrscheinlich ist. Uns bleibt nur noch[2]) die Annahme, daß der Pilz einen Stoff, bezw. Stoffe in die Kulturflüssigkeit ausscheidet, die nicht als Nährstoffe, sondern als Reiz auf den Pilz wirken. Bekanntlich wirken auf diese Weise verschiedene Metalle, wie Co, Cu, Mn, Li, Zn[3]) usw., auch zB. Fl[3]), und alle Gifte in kleinen Zugaben zum Substrat.

Über die Qualität und die quantitativen Verhältnisse dieser Stoffe können wir zur Zeit nichts sagen[4]).

1) Da die Gesamtvolumina der untersuchten Kulturflüssigkeiten 83,5 und 84,5 ccm waren (siehe Vers. XXVII, No. 5 und 6), so haben wir im ganzen in I 10,52 mg und in II 9,94 mg von nicht-NH_3-N. Obwohl bei den Versuchen mit Pepton als N-Quelle keine besonders auffallend großen Ernten erhalten wurden, so wurde versucht, den Kulturen mit 20% Zucker und 1,72% weinsauren Ammons eine den letzten Zahlen entsprechende Peptonmenge hinzuzufügen (über den N-Gehalt in Witts Pepton siehe Butkewitsch, Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVIII, 1902, Tab. auf p. 231; rund ist er gleich 14%). Aus den Zahlen von Vers. XXVII, No. 1, 2, 3, 4 ist ersichtlich, daß die betreffenden Peptonzusätze gar keinen Einfluß auf die Erntegewichte ausgeübt haben.

2) Pfeffer, Pflanzenphys. I, p. 408, 574; II, p. 128. Jahrb. f. wiss. Botan., XXVIII, 1895, 238. Raulin, Ann. d. sc. nat., XI, 1869, Ser. V, p. 243—254.

3) Richards, Jahrb. f. wiss. Botan., 1897, Bd. XXX, p. 665.

4) Wenn Pfeffer die Wachstumsbeschleunigung durch Metalle unter anderem auch als katalytische Wirkungen betrachtet: „Teilweise dürfte es sich um physiologische Gegenreaktionen handeln . . . . ." „In anderen Fällen mögen einfachere chemische Reaktionsbeschleunigungen vorliegen, wie in den katalytischen Wirkungen" (siehe Jahrb. f. wiss. Botan., XXVIII, 1895, 238), so dürfen wir vielleicht für unseren Fall in den autokatalytischen Erscheinungen eine, wenn auch entfernte Analogie finden (Über die Autokatalyse siehe Ostwald, Lehrb. d. allg. Chem., 2. Aufl., II 2, p. 263—269. Über Katalyse, Vortr., geh. auf der 73. Naturf.-Versammlung zu Hamburg 1901, p. 22—24. Bredig, Die Elemente d. chem. Kinet. in „Ergebnisse d. Physiologie", herausgeg. von Ascher & Spiro, 1902, p. 144—145, hier auch die Literaturangaben. Schilow, Zeitschr. f. physik. Chem., XLII, 6, p. 641). In diesem Falle der Katalyse entsteht der Katalysator als Produkt der Reaktion, die er später beschleunigen wird. „. . . . durch die Reaktion selbst ein Beschleuniger entsteht" (Ostwald, Über Katalyse, p. 22). Äusserlich wenigstens haben wir hier mit unserem Fall eine vollständige Übereinstimmung. Kupfer zB. löst sich in reiner Salpetersäure viel langsamer als in einer Salpetersäure, in welcher schon etwas Kupfer aufgelöst ist. — Der Pilz bildet seine Leibessubstanz auf einem frischen Substrat viel langsamer als auf einem Substrat, auf welchem schon früher etwas Pilzsubstanz ausgebildet worden war. Wie weit aber diese Analogie geht, ob sie mehr als eine nur äußerliche ist, können wir zur Zeit nicht sagen. Ob diese Erscheinung überhaupt als eine katalytische oder vielleicht als eine „physiologische Gegenreaktion" (siehe die soeben zitierten Zeilen von Pfeffer) betrachtet werden muß, müssen wir sogar dahingestellt sein lassen und uns damit zufrieden geben, die erwähnte oberflächliche Ähnlichkeit mit den autokatalytischen Erscheinungen zu konstatieren.

Am Schluß dieses Kapitels will ich noch hervorheben, daß neuerdings auch analoge Verhältnisse für Hefen bekannt geworden sind. Nach Thibaut[1]) ruft nämlich bei *Saccharomyces Pastorianus* III (einer wilden Heferasse) und bei der Kulturhefe Frohberg ein Zusatz von eigenen Gärungsprodukten in die Kulturflüssigkeit bei Zimmertemperatur eine ziemlich starke Beschleunigung der Vermehrungsgeschwindigkeit hervor.

Ebenso wirkt auch ein Zusatz von den Gärungsprodukten der Hefe Frohberg zu den Kulturen von *Saccharomyces Pastor.* III und vice versa. Es wurde in diesen beiden Fällen nicht nur die „Vermehrungsenergie“[2]), also die Vermehrungsgeschwindigkeit, in den ersten vier Tagen beschleunigt; auch das „Vermehrungsvermögen“[3]), d. h. die schließliche Vermehrungsgrenze, die während der ganzen Versuchsdauer (28 Tage) erreicht werden konnte, war stark nach oben verschoben.

(Bei Kellertemperatur finden wir dabei nur für das „Vermehrungsvermögen“ eine Erhöhung, die „Vermehrungsenergie“ dagegen ist stark verringert.)

Die Zahlen für die Kulturen mit einem Zusatz von Gärungsprodukten sind zwei- und sogar dreimal so groß, als die für die Kulturen ohne Zusatz; die Beschleunigung ist also eine ganz merkliche.

Allerdings dürfen wir diese Erscheinung nicht ohne weiteres mit unserem Fall vergleichen, da eine Vergrößerung der Zahl der Hefezellen nicht auch eine Vergrößerung der Trockensubstanz mit sich zu bringen braucht. Es kann sich die Vermehrungsgeschwindigkeit erhöhen, ohne daß die Geschwindigkeit in der Ausbildung der Leibessubstanz beeinflußt würde.

Ein ähnliches Verhalten einiger Bakterienarten wurde schon früher (p. 2) erwähnt[4]).

Ich muß noch bemerken, daß alle diese stark „beschleunigten“ *Aspergillus*-Kulturen ganz normal und kräftig-gesund aussahen und sehr reichlich fruktifizierten.

---

1) Centralbl. f. Bakt., II. Abt., IX, 1902, p. 794, 795 und die Tab. 12 und 13 auf p. 832.

2) Die Zahl der Hefezellen, die in vier Tagen aus einer Zelle entstanden sind.

3) Die Zahl der Hefezellen, die in 28 Tagen (der ganzen Versuchsdauer) aus einer Zelle entstanden sind.

4) Vielleicht kann bei den Bakterien diese Wachstumsförderung durch eigene Stoffwechselprodukte eine Rolle bei der Ausbildung von Involutionsformen spielen; sie sind ja auch öfters durch viel größere Dimensionen ausgezeichnet und bilden sich gewöhnlich in alten Kulturen.

IV. Allgemeines.

Aus den vorhergehenden Kapiteln ist ersichtlich, daß wir bei unseren typischen, gewöhnlich in den Laboratorien gebräuchlichen Nährmedien[1], mit den anorganischen Ammonsalzen als N-Quelle, notwendigerweise eine Anhäufung von freien anorganischen Säuren finden müssen. Die durch diese Anhäufung hervorgerufene Azidität ist dem N-Konsum und damit also auch (ungefähr) dem erzeugten Pilzgewicht proportional. Da das Erntegewicht bis zu einer bestimmten Grenze mit dem Gehalt an der C-Quelle wächst, so ist also diese Azidität auch bei höheren Konzentrationen höher und kann ihre schädliche Wirkung besonders bei höheren Konzentrationen der C-Quelle schon in den ersten Kulturen ausüben.

Aber auch bei niederen Konzentrationen kann sie nicht ohne Einfluß bleiben.

Wenn wir also zB. unter ganz gleichen Ernährungsbedingungen durch Variieren der Kulturbedingungen (Temperatur, Oberfläche u. a.) verschieden große Ernten erhalten, so werden dabei die größeren Ernten durch diese Azidität oft sehr stark, die geringeren dagegen nur schwach beeinflußt. Die Resultate werden also dadurch unvergleichbar. Unter jenen Ernährungsbedingungen, wo diese Säureanhäufung durch eine zweckmäßige Auswahl der N-Quelle ausgeschlossen ist, können wir dagegen immer eine mehr oder weniger starke Wachstumsbeschleunigung konstatieren. Mit anorganischen Ammonsalzen als N-Quelle findet diese Beschleunigung auch statt, ist aber hier durch die schädliche Wirkung freiwerdender Säuren maskiert: Wird ihre Wirkung zB. durch Neutralisierung beseitigt, so tritt die Beschleunigung sofort ganz klar hervor. Bei dem C-Konsum aus den Salzen organischer Säuren finden wir umgekehrt eine Anhäufung von freien Basen.

Ich will hier hervorheben, daß wir die freiwerdenden Säuren (resp. Basen) nicht als echte Stoffwechselprodukte betrachten können; ihre Anhäufung ist eine ganz nebensächliche, nur den Stoffwechsel begleitende Erscheinung und steht darum mit der Eignung, der betreffenden N-Verbindung, als N-Quelle zu dienen, in keinem direkten Zusammenhang.

Es kann sich also sogar ein im übrigen besonders geeigneter Nährstoff in unseren Kulturen durch einen ganz

---

1) Siehe zB. Pfeffer, Pflanzenphys. I, 375.

nebensächlichen Umstand als ein sehr schlechter erweisen. Umgekehrt haben wir auch gesehen, daß durch die Produktion Nährstoff beschleunigender Stoffe ein im übrigen schlechterer einiger (zB. NH_4Cl oder $(NH_4)_2 H_4 O_6 C_4$) sich besser als ein im allgemeinen ausgezeichneter Nährstoff (wie zB. Pepton oder Asparagin) erweisen kann.

Die Produktion beschleunigender Stoffe steht aber, wie mir scheint, auch in keinem inneren Zusammenhang mit der chemischen Eignung der betreffenden Verbindungen als Nährstoffe.

Das gleiche gilt, wie ich glaube, nicht nur für die Nebenprodukte, sondern überhaupt für alle möglichen Stoffwechselprodukte. Wenn wir eine Wachstumserniedrigung durch die Anhäufung von Spaltungsprodukten einiger Glykoside, von Alkohol, von Oxalsäure, von Ammoniak (bei Peptonzerspaltung) usw. beobachten, so dürfen wir daraus noch nicht auf einen geringeren Nährwert der dargebotenen Verbindungen schließen.

Die Eignung eines Stoffes als solche müssen wir als eine Funktion seiner chemischen Natur und der spezifischen physiologischen Eigenschaften des zu ernährenden Organismus, oder vielleicht sogar seiner Entwicklungsstadien, betrachten.

Nur aus dieser „Eignung als solcher“ dürfen wir vielleicht einige allgemeine Schlüsse über die in dem Organismusverlaufenden Synthesen ziehen.

Wenn wir in unseren Versuchen die für den Organismus schädlichen oder günstigen Einflüsse der Stoffwechselprodukte nicht berücksichtigen und beseitigen, so wird die gefundene Eignung, je nachdem, kleiner oder größer als die echte ausfallen.

Da aber die Stoffwechselprodukte und ihre Wirkungen, abhängig von den Ernährungsbedingungen, ganz verschieden sein können, so dürfen wir unsere Resultate nicht miteinander vergleichen, ebenso wie wir zB. die Resultate von zwei Kulturen auf Zucker, bei welchen die eine mit kleinen Zn- oder Mn-Zugaben, die andere ohne solche, aber mit Zusatz einer schädlichen Dosis irgend eines Giftes ($HgCl_2$ oder auch Zn bezw. Mn) angestellt ist, in bezug auf die Eignung des Zuckers nicht vergleichen können. Alles dies zeigt uns nochmals, wie vorsichtig wir bei allen unseren Versuchen und weiteren Spekulationen über den Zusammenhang zwischen dem Nährwert und den chemischen Eigenschaften und der Konstitution verschiedener Verbindungen sein müssen.

Wir dürfen vielleicht sogar sagen, daß eine exakte experimentelle Lösung dieser Frage zur Zeit noch ganz unmöglich ist; erst müssen wir in jedem einzelnen Fall die Stoffwechsel- bezw. Nebenprodukte und deren Einfluß kennen und diesen Einfluß zu beseitigen lernen.

Dann bleiben uns noch die schon von Nägeli[1]) hervorgehobenen Schwierigkeiten, welche auf solche für die Eignungsfrage auch prinzipiell nebensächlichen Eigenschaften der Körper, wie zB. Giftigkeit[2]) oder Unlöslichkeit, basieren, zu umgehen.

Die durch die Stoffwechselprodukte bedingten Schwierigkeiten beziehen sich übrigens nur auf eine vergleichende Untersuchung der Ernährungsfähigkeit einer Reihe von Verbindungen, mittels der auf denselben erzeugten Pilzgewichte[3]). Wenn wir aber bei der Beurteilung der Nährfähigkeit nur die Entwicklung oder Nichtentwicklung[4]), also ein viel gröberes Kriterium, annehmen, so kann hier von einem Einfluß von Produkten öfters gar keine Rede sein. Hier müssen aber, den groben Eigenschaften der Methode entsprechend, auch die Resultate und die auf denselben basierenden Schlüsse gröber sein.

V. Über die gegenseitige Beeinflussung verschiedener Mikroorganismen durch ihre Stoffwechselprodukte.

Dieses Gebiet[5]) unserer biologisch-physiologischen Kenntnisse ist einerseits schon seinem Wesen nach sehr schwierig und kompliziert, anderseits ist es aber bis jetzt noch sehr wenig untersucht[6]).

Nach der Entdeckung der Züchtung in Reinkultur beschäftigte sich die wissenschaftliche Mikrobiologie fast ausnahmslos mit Reinkulturen und hatte bis jetzt fast keine Zeit, ihre Aufmerksamkeit der Erforschung der unendlich mannigfaltigen mutualistischen und antagonistischen Verhältnisse zuzuwenden, welche sich zwischen den einzelnen Organismen bei ihrem Zusammentreten abspielen können.

1) Botan. Mittl. III, 397; Unters. üb. nied. Pilze usw., p. 2.

2) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphys. I, 373.

3) Wie z. B. bei Czapek, Beitr. zur chem. Phys. und Pathol. Zeitschr. f. d. Gesamtbiochemie, 1902, oder auch bei vielen Versuchen von Nägeli, l. c.

4) Wie z. B. bei Reinke, Untersuch. a. d. B. Labor. zu Göttingen, 1879. Stud. üb. d. Protoplasma, 2. Folge, oder auch bei vielen Versuchen von Nägeli, l. c.

5) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. I, 515; Duclaux, Trait. d. microb., IV, chapitr. 36. Siehe auch Nägeli, Bot. Mittl. III, 205.

6) Experimentell.

Wir müssen uns bis jetzt meist nur mit vereinzelten, oft zufälligen Beobachtungen und Bemerkungen begnügen.

Es ist ganz klar, daß die Schwierigkeit der Untersuchung mit der Zahl der zusammen zu untersuchenden Spezies sehr schnell wächst.

Bei diesem Anlaß sagt Duclaux[1]): „C'est une autre science à créer presque de toutes pièces et un nouvel étage de l'édifice de la microbiologie.“

Ich will hier nicht alle Versuche[2]), die von mir in dieser Richtung angestellt wurden, mitteilen, sondern nur einige allgemeine Schlüsse, die sich daraus ziehen lassen.

Alle diese Versuche kann man in zwei Kategorien ordnen. Erstens versuchte ich nach der Kultur einer Pilzart in derselben Kulturflüssigkeit eine andere Art zu kultivieren, zweitens zwei verschiedene Arten in einer Kultur gleichzeitig (in Mischkulturen) zu ziehen.

Sämtliche Versuche der ersten Gruppe[3]) gaben Resultate, die im wesentlichen mit jenen für die einzelnen Spezies vollständig übereinstimmen. Wir finden also, je nach der N-Quelle (alle diese Versuche wurden nur mit Zucker als C-Quelle angestellt), entweder Sistierung oder Beschleunigung der Pilzentwicklung. Erstere beobachten wir zB. mit Ammoniaksalzen der anorganischen Säuren; sie beruht immer auf einer Aziditätserhöhung, nach der Neutralisierung tritt wieder ein ganz gutes Wachstum des Pilzes ein und sogar ein besseres als gewöhnlich. Dabei spielen in allen diesen

---

1) Ebenda IV, 747.

2) Sie sind auch in den Tabellen nicht angeführt.

3) In diesen Versuchen wurden auch einige Bakterienarten in bezug auf den Einfluss ihrer Produkte auf sich selbst, aufeinander und auch auf Schimmelpilze und Saccharomyceten untersucht (*Microc. prodigiosus* = *Bac. prodigiosus; Bac. typhi murium*, *Bac. pyocyaneus*, *Sacchar. roseus*, *S. cerevisia* und alle unsere Schimmelpilze in den verschiedensten Kombinationen). Die Kulturen der Bakterien wurden in großen Kolben (1 l Substrat) mit Zucker und Pepton, resp. NH_4NO_3 angestellt; nach der Kultur fand Zusatz von Nährstoffen, Filtration durch Chamberlandsche Filter und sterile Verteilung des Filtrats (mittels besonderer Einrichtungen des Filtrationsapparats) in viele Erlenmeyersche Kölbchen statt. Darauf folgte die Impfung mit verschiedenen Organismen. Auch hier läßt sich entweder Beschleunigung der Entwicklung oder Hemmung nachweisen; letztere ist wieder durch Aziditäts- resp. Alkalinitäts-Erhöhung verursacht, worauf die Wirkung der Neutralisation hinweist. — Vergl. hier Nägeli, Untersuch. üb. die nied. Pilze usw., 1877, 31; Pfeffer, Pflanzenphys. I, 373; Pasteur, Ann. d. ch. et d. phys. 1858, III, s. B. 52, p. 415; Wassermann und Kolle, Handb. d. pathog. Mikroorgan. 1902, 1. Lief., 120—123; auch Duchesne (Thèse), Lyon 1897, Contrib. à l'étude de la concurrence vitale etc.

gegenseitigen Beeinflussungen durch die Aziditätserhöhung die Unterschiede inder Resistenzfähigkeit verschiedener Arten gegen die freien H-Ioneneine hervorragende und für die Resultate entscheidende Rolle. So zB. haben wir schon gesehen, daß *Aspergillus niger*, verglichen mit anderen Pilzen, die größte Azidität verträgt, weshalb er auch weiter in der Säureanhäufung ge[illegible] als die anderen. Darauf folgt *Asp. flavus* und *Penicil[illegible]um*, und in letzter Reihe kommen *Pen. glaucum*, *Mucor stolonifer*, *Saccharomyces rosaceus* und *Sacch. cerevisiae*.

Demgemäß entwickelt sich *Asp. niger* nach einigen sukzessiven Kulturen aller übrigen genannten Organismen nicht nur gut, sondern sogar gewöhnlich besonders üppig.

Dasselbe finden wir bei der Aussaat andersartiger Spezies in die Flüssigkeiten (mit schwachen Zuckerkonzentrationen), in welchen sich nur eine Kultur von *Aspergillus niger* entwickelt hatte [1]).

Nach einigen Kulturen von *Asp. niger* (oder nach einer mit höheren Zuckerkonzentrationen) wächst keine der untersuchten Spezies mehr.

Penicillium griseum wächst nach *Penic. glaucum* sehr üppig; nach einigen Kulturen von *Penic. griseum* wächst *Penic. glaucum* garnicht usw.

Als Beispiel für die beobachtete Beschleunigung will ich hier folgende Zahlen anführen [2]). Es wurde gefunden:

Mit	*Mucor stolonifer*	*Penicill. griseum*		*Asperg. flavus*	
		a	b	a	b
Nach der 1. *Asp. niger*-Kultur . .	0,420	0,869	0,862	0,927	0,785
Kontroll-Kultur . .	0,120—0,138	0,295—0,242	0,363	0,278—0,322	0,422

Mit	*Aspergillus niger*	*Penicill. griseum*	*Penicill. glaucum*	*Sacchar. rosaceus*
Nach der 1. *Sacchar. cerevisia*-Kultur	1,362	1,495	1,770	0,225
Kontroll-Kultur	0,300—0,450	—	0,400—0,720	0,090—0,095

1) also die Kulturflüssigkeit noch nicht sehr stark sauer geworden war.

2) Die erste Kultur in diesen Versuchen wurde mit 4% Zucker, 1% NH_4NO_3 (und Salzen) auf 50 ccm, bei 22tägiger Kulturdauer, angestellt; darauf fand ein Zusatz von 2 g Zucker (die ganze Menge des früher vorhandenen Zuckers war nach einer solchen Kulturdauer verschwunden) und eine Aussaat von Sporen andersartiger Pilze statt. Parallel wurden auch Kontrollkulturen angestellt.

Ähnliche Resultate ergaben alle die zahlreichen auf gleiche Weise angestellten Versuche.

Im allgemeinen gilt also: 1. Alle antagonistischen gegenseitigen Beeinflussungen der untersuchten Spezies unter den angeführten Kulturbedingungen lassen sich auf Aziditätsveränderungen zurückführen[1]. 2. Die Veränderungen in den Kulturflüssigkeiten, welche die Pilzentwicklung [illegible]teren Kulturen befördern, sind für alle untersuchten Spezies gemeinsame und wahrscheinlich identische Erscheinungen.

Bei den gegenseitigen Beeinflussungen in den abwechselnden Reinkulturen können alle erwähnten Organismen, je nach den Kulturbedingungen, eine hemmende oder begünstigende Wirkung aufeinander ausüben.

Wir dürfen aber nie vergessen, daß diese Resultate mit abwechselnden Reinkulturen von den Konkurrenzverhältnissen in der Natur und sogar von denjenigen in Mischkulturen sehr weit entfernt sind.

Hier kommen zahlreiche andere Existenzbedingungen in Betracht, vor allem die relative Vermehrungsschnelligkeit[2], oft auch die Entfernung von Produkten[3], der Aggregatzustand des Substrats[4], rein physikalisches Hinausdrängen, direkter Parasitismus[5] oder innige symbiotische Verhältnisse usw. usw., was die genauere Kenntnis dieser Verhältnisse im höchsten Grade erschwert. Aus diesen Gründen haben auch alle unseren Versuche mit Mischkulturen[6] verschiedener Species keine interessanten, allgemeingültigen Resultate ergeben. Da die Pilze sich ganz verschieden z. B. gegen Temperaturbedingungen verhalten, so würde es hier für eine exakte Analyse aller Verhältnisse einer Unmenge von Ver-

1) Reinhardt (Jahrb. f. wiss. Botan., 1892, XXIII) hat die antagonistischen Beeinflussungen zwischen *Peziza*-Arten und *Aspergillus* beobachtet und neigt auch zu der Annahme, daß diese Beeinflussungen sich auf die Aziditätsveränderungen zurückführen lassen; er meint nämlich, daß hier die Oxalsäure die Hauptrolle spielt.

2) Vergl. z. B. Duclaux, Tr. d. microbiol. IV, 745—746; Nägeli, Botan. Mittl. III, 205; auch Duchesne, Contrib. à l'étude de la concurrence vitale chez les microorganismes. Thèse, Lyon 1897.

3) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphys. I, 105, 107, für Phanerogamen 156, 436, 434, 435.

4) Vergl. Wehmer, Beitr. zur Kenntnis einheim. Pilze, 1893, I, 68.

5) Vergl. Wehmer, ebda.; Brefeld, Schimmelpilze I, 33—34; Reinhardt, l. c.

6) Literatur über Mischkulturen bei Wassermann und Kolbe, Handbuch der pathog. Mikroorgan. 1902, 1. Lief. 123. Duclaux, l. c., III.

suchen bei verschiedenen Temperaturen, verschiedenen Nahrungs- und anderen Kulturbedingungen bedürfen. Da aber in meiner Arbeit diese Frage nur eine Nebenfrage war, so konnte ich solche nicht unternehmen. Wie wichtig und entscheidend zB. die Temperaturbedingungen[1]) bei dieser Frage sind, zeigt auch folgender Versuch.

Es wurden vier ganz gleiche Kulturen mit gleichzeitiger Aussaat von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum*, aber bei verschiedenen Temperaturen (32—33° C., 25—26° C., 20° C., 15 bis 16° C.) angestellt. Bei den ersten drei fand gar keine Entwicklung von *Penicillium*, aber eine üppige von *Aspergillus niger* statt; bei den letzten dagegen entwickelte sich nur *Pen. glaucum*.

Wenn wir die optimalen, minimalen und maximalen Temperaturen für beide Pilzarten berücksichtigen[2]), so werden wir aber auch sehen, dass außer der Temperatur noch andere, unbekannte Bedingungen, welche die betreffenden Resultate bedingen, existieren müssen; sonst müßten wir bei 25—26° C., wo sich *Penicillium* unter optimalen Temperaturbedingungen befindet, während *Aspergillus* von solchen noch weit entfernt ist, ein umgekehrtes Resultat erhalten.

Folgender Versuch zeigt uns, welch' eine große Bedeutung für die Konkurrenzresultate die Unterschiede in den Aussaatzeiten haben.

Vier Kolben mit je 50 ccm Lösung, 5% Zucker, 2% Pepton und allen Salzen, wurden geimpft:

Mit *Saccharom. cerevisiae* am	12.	11.	10.	10. Januar
„ *Penicill. glaucum* „	10.	10.	10.	11. „
Entwicklung am 16. Januar | *Sacchar. cer.*		+	++	+++
Entwicklung am 16. Januar | *Penic. glauc.*	+++	+++	++	
Trockengew. v. *Penic. gl.* 18. Jan.	0,432 g	0,380 g	0,245 g	unwägbar

VI. Resumé.

1. Unter allen untersuchten Ernährungsbedingungen ruft die Schimmelpilzkultur in der Kulturflüssigkeit einige nicht näher be-

1) Siehe zB. für *Saccharomyces*-Arten Duclaux, l. c. III, 649, da auch Literaturangaben.

2) Optimum: *Penic. glaucum* 25—27° C.; *Asperg. niger* 33—37° C. Vergl. Pfeffer, Pflanzenphys. II, 87; Flügge, Die Mikroorganismen, 1896, I, 132.

kannte Veränderungen hervor, die auf die späteren Kulturen eine befördernde Wirkung ausüben.

2. Unter gewissen Ernährungsbedingungen ist diese befördernde Wirkung durch andere, entgegengesetzte Beeinflussungen verdeckt (zB. durch H- resp. OH-Ionenanhäufung bei N-Konsum aus den Ammonsalzen der anorganischen Säuren, resp. bei Peptonzerspaltung usw.). Nach der Beseitigung der verdeckenden Ursachen tritt die erwähnte Beförderung wieder hervor.

3. Eine hemmende Wirkung in unseren gewöhnlich gebrauchten Nährmedien (Zucker, Glyzerin usw. als C-Quelle und Ammonsalze der anorganischen Säuren als N-Quelle) kann nur durch eine Aziditätserhöhung hervorgerufen werden; diese Azidität kann entweder durch die bei N-Konsum disponibel werdende anorganische Säure oder durch eine Anhäufung der freien Oxalsäure verursacht werden.

4. Unter allen untersuchten Ernährungsbedingungen liefert nur die Zerspaltung von Glykosiden einige schädliche Produkte, die nicht durch ihre H- resp. OH-Ionen wirken.

5. Alle gegenseitigen Beeinflussungen der untersuchten Spezies in den aufeinander folgenden Reinkulturen sind einerseits durch eine beschleunigende Wirkung von unbekannten Produkten, anderseits durch die Anhäufung von H- resp. OH-Ionen und durch die Empfindlichkeit der betreffenden Arten gegen diese bedingt.

VII. Tabellarische Beilage.

Einige Erklärungen zu den Tabellen.

Überall, wo die Nährstoffzusätze nach der Kultur garnicht angegeben sind, fand ein Zusatz von 5 ccm Lös. A[1]) bei 100 ccm der Kulturflüssigkeit und 2,5 ccm Lös. A bei 50 ccm der Kulturflüssigkeit statt.

Überall, wo nur die C-Quelle-Zusätze angegeben sind, fand ein Zusatz von 5 ccm Lös. B[1]) (bei 100 ccm) oder 2,5 ccm Lös. B (bei 50 ccm) statt.

Überall, wo die Zusätze von C- und N-Quellen angegeben sind, fand ein Zusatz von 5 ccm (bei 100 ccm) resp. 2,5 ccm (bei 50 ccm) von Lös. C[1]) statt.

1) Vergl. p. 3.

Vers. I.

Aspergillus niger. Zucker-Ammonnitrat: Einfluß der Konzentration der Nährstoffe. Vol. = 50 ccm; Temp. = 25—26° C.

No. des Kolbens	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Konzentrat. d. Nährstoffe	$\frac{N}{2}$	N[1]	2 N	3 N	4 N	5 N	6 N	7 N	8 N	9 N	10 N	2 N	5 N	10 N	5 N	10 N
Zusatz v. 5proz. Eisenchloridlös. Tropfen:	1	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	4	10	20	2	2
Reaktion	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.	N.	N.	N	S.	S.
1. Kult. (16 Tage). Erntegewicht . . . . . . g	0,227	0,392	0,713	1,016	1,430	2,053	2,115	2,166	2,010	1,920	1,815	0,870	1,213	1,595	0,760	2,135
Zusatz von Nährstoffen	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein	kein
2. Kult. (14 Tage). Pilzentwicklung	—[2]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Volum der Kulturflüssigkeit . . . . ccm	38,5	37,5	36,0	34,0	33,0	33,5	32,0	29,8	33,0	34,6	35,2	35,2	34,5	30,0	31,0	27,8
Beobacht. Drehg. (l = 1)°	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,83	2,75	4,40	6,00	7,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Zuckergehalt . . . . . %	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,48	5,23	8,36	11,41	13,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Zusatz: Lös. A . . ccm	2,5	2,5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Zusatz v. Sodalösung bis:	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	kein	neutr.	neutr.	kein	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.
3. Kult. (7 Tage). Pilzentwicklung	++	++	++	++	++	—	+++	+++	—	+++	++	++	++	++	++	++

1) Durch N ist folgende Konzentration der Nährstoffe bezeichnet: Zucker 4 %, NH_4NO_3 1 %, KH_2PO_4 0,5 %, $MgSO_4$ 0,25 %, KCl 0,05 %. 3 N enthält also zB. 12 % Zucker, 3 % NH_4NO_3, 1,5 % KH_2PO_4, 0,75 % $MgSO_4$ und 0,15 % KCl.

2) — keine Entwicklung, + schwache, ++ gute und +++ sehr gute Entwicklung.

Vers. II.

Aspergillus niger. Zucker und NH_4NO_3: Einfluß der Konzentration von NH_4NO_3 und von Salzen; Einfluß der Reaktion; Vol. = 50 ccm; Temp. = 25—26° C.

Konzentration von NH_4NO_3 und Nährsalzen	N[1]		7 N		10 N		N		10 N	
Zuckergehalt %	20	20	20	20	20	20	3	3	3	3
Reaktion der Flüssigkeit auf Lackmus	S.	N.	S.	N.	S.	N.	S.	N.	S.	N.
1. Kult. (12 T.). Erntegew. g	1,056	0,778	1,229	0,992	0,903	0,595	0,412	0,488	0,352	0,363
Reaktion nach der Kultur .	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.	S.
Volum d. Kulturflüssigk. ccm	31,5	36,5	35,0	36,5	35,0	39,0	38,0	38,0	37,0	37,5
Zusatz: a) Zucker . . . . g	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
b) Lös. B . . . ccm	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
2. Kult. (12 T.). Erntegew. g	0,796	1,318	0,534	1,966	0,978	1,893	0,241	0,568	0,263	0,416
Volum d. Kulturflüssigk. ccm	27,0	28,5	28,5	26,5	27,0	28,0	32,5	33,0	33,0	33,0
Zusatz: a) Zucker . . . . g	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
b) Lös. B . . . ccm	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
3. Kult. (20 Tage). Pilzentwicklung	—	++	—	++	—	+	++	++	++	++
(6 Mon.) Pilzentwicklg.	—	++	—	++	—	+	++	++	++	++
pro 10 ccm $\frac{N}{1}$ NaOH-Lösung verbraucht	1,30	1,30	1,60	?	1,00	?	?	?	?	?
An HNO_3 berechnet . . %	0,819	0,819	1,008	?	0,630	?	?	?	?	?
Oxalsäure	keine	Spuren	keine	keine	Spuren	Spuren	?	?	?	?

Vers. III u. IV.

Aspergillus niger mit Zucker und Glyzerin als C-Quelle (verschied. Konzentrat.) und mit NH_4NO_3 als N-Quelle (1%); Volum = 50 ccm; Temp. = 25—26° C.

No. der Kolben	1	2	3	4	5	6	7	8
Zuckergehalt %	1,0	2,5	5,0	10,0	20,0	30,0	40,0	50,0
1. Kult. (16 Tage). Erntegew. g	0,135	0,270	0,460	0,880	1,275	1,948	2,525	2,495
Zusatz v. Zucker nach d. Kult. g	0,5	1	1	1	1	1	1	1
2. Kult. (16 Tage). Erntegew. g	0,110	0,182	0,217	0,275	0,275	unwägb.	0,000	0,000
Zusatz von Marmorpulver . . g	beendet	beendet	beendet	beendet	beendet	2	2	2
3. Kult. (7 Tage). Pilzentwicklg.						++	+++	+++
Glyzeringehalt %	1,0	2,5	5,0	10,0	20,0	30,0	40,0	50,0
1. Kult. (16 Tage). Erntegew. g	0,180	0,352	0,630	1,192	1,670	1,150	0,700	0,088
Zusatz v. Glyzerin nach d. Kult. g	0,5	1	1	1	1	1	1	1
2. Kult. (16 Tage). Erntegew. g	0,170	0,200	0,250	0,260	0,000	unwägb.	0,130	0,000
Zusatz von Marmorpulver . . g	beendet	beendet	beendet	beendet	2	2	2	2
3. Kult. (7 Tage). Pilzentwicklg.					+++	+++	++	+

[1] Als N ist folg. Concentr. bez.: NH_4NO_3 0.77%, KH_2PO_4 0.38%, $MgSO_4$ 0.19%, KCl 0.038%.

Vers. V.

Aspergillus niger bei schwacher Zuckerkonzentration mit NH_4NO_3 als N-Quelle.

Temp. = 25—26° C.

	Sterilisierung bei 100° C. Verändertes Volum					Sterilisierung bei 100° C. Konstantes Volum.							Ohne Sterilisierung				
		N 1		N 2			N 3		N 4		N 5			N 6		N 7	
	Kulturdauer Tage	Lfd. Volumen ccm	Erntegewichte g	Lfd. Volumen ccm	Erntegewichte g	Kulturdauer Tage	Lfd. Volumen ccm	Erntegewichte g	Lfd. Volumen ccm	Erntegewichte g	Lfd. Volumen ccm	Erntegewichte g	Kulturdauer Tage	Lfd. Volumen ccm	Erntegewichte g	Lfd. Volumen ccm	Erntegewichte g
Anfangsvolumen		50		50			100		100		50			50		50	
1. Kultur	11		0,461		0,468	8	90	0,598	87	0,844	42	0,309	11		0,539		0,514
2. „	9		0,518		0,520	9	88,5	0,954	89	0,903	44	0,469	12		0,265		0,169
3. „	10	32,0	0,350	32	0,370	9	89	0,588	90,5	0,514	44	0,283	9		0,432		0,321
4. „	9	28,5	0,212	28,5	0,230	9	92	0,538	92	0,510	44	0,185	9		0,100		0,135
5. „	9	26,0	0,227	25	0,225	10	91,5	0,380	91,5	0,362	44	0,191	10		0,277		0,235
6. „	10	23,0	0,299	21	0,267	11	91	0,398	91	0,348	44,5	0,182	10		0,217		0,240
7. „	11	20,0	0,155	19	0,042	90	90	0,247	89,5	0,242	42,5	0,130	10		0,197		0,103
8. „	90	17,0	0,131		verloren	9	91	0,310	92	0,334	44,5	0,145	10		0,220		0,192
9. „	10	17,5	**0,000** [1]			10	90	0,330	90	0,325	43,5	0,143	11		0,195		0,194
10. „	10	12,5	0,243			12	91	0,328	91,5	0,334	43	0,153	10	21	0,200	23	0,125
11. „	12	8,0	0,172			12	88	0,277	90	0,275	40	0,145			beendet		beendet
12. „	12	5,0	0,202			12	88	0,440	88	0,435	42	0,242					
13. „	12	5,0	**0,000** [1]			13	88	0,448	90	0,460	42,5	0,190					
14. „	13	2,5	0,250			14	90	0,400	90	0,525	43	0,165					
15. „	20		0,000			16	92	0,605	90	0,645	42,5	0,285					
16. „			beendet			30	85	0,645	92	0,657	44	0,220					

Nach jeder Kultur fand ein Zusatz von je 2,5 ccm Lös. A zu der Kulturflüssigkeit der Kolben No. 1, 2, 5, 6, 7 und von je 5 ccm Lös. A zu der der Kolben No. 3 und 4 statt.

---

1) Nach diesen Kulturen (9. und 13.) wurde die Kulturflüssigkeit mit NaOH-Lösung mit Methyl-Orange als Indicator neutralisiert.

Vers. VI.

Aspergillus niger mit NH_4Cl und NH_4NO_3 als N-Quelle und mit Zucker und Glyzerin als C-Quelle. Volum = 50 ccm; Temp. = 25—26° C.; NH_4Cl 1%; NH_4NO_3 1,495%.

C-Quelle	2,5% Glyzerin			4% Traubenzucker			20% Glyzerin			32% Traubenzucker		
N-Quelle	NH_4NO_3	NH_4Cl		NH_4NO_3	NH_4Cl		NH_4NO_3	NH_4Cl		NH_4NO_3	NH_4Cl	
No. der Kolben	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. Kultur (16 Tage).												
Erntegewicht . . g	0,380	0,395	0,382	0,422	0,457	0,466	1,927	1,855	1,740	1,700	1,447	1,510
Volum d. Kulturflüssigkeit . . . . . . ccm	40,0	38,0	40,0	37,5	38,0	38,0	39,0	37,5	38,0	32,5	36,0	35,0
Zusatz: a) C-Quelle g	1,25	1,25	1,25	2,0	2,0	2,0	5,0	5,0	5,0	2,0	2,0	2,0
b) N-Quelle g	0,37	0,25	0,25	0,37	0,25	0,25	0,37	0,25	0,25	0,37	0,25	0,25
2. Kultur (14 Tage).												
Erntegewicht . . g	0,345	0,420	0,405	0,510	0,700	0,653	0,000	0,000	0,000	0,750	0,000	0,000
Volum d. Kulturflüssigkeit . . . . . . ccm	35,0	32,5	34,5	32,0	29,0	30,5	41,0	41,5	41,0	28,0	35,0	35,5
Pro 10 ccm $\frac{N}{1}$ NaOH-Lös. verbraucht a)	—	—	—	—	—	—	0,85	1,10	1,20	—	1,5	1,6
b)	—	—	—	—	—	—	0,85	1,10	1,10	—	1,5	1,45
Oxalsäure	—	—	—	—	—	—	Spuren	keine	keine		keine	keine
auf die entspr. Säure berechnet . . %	—	—	—	—	—	—	0,535	0,402	0,438	—	0,547	0,584
Zusatz: a) C-Quelle g	1,25	1,25	1,25	2,0	2,0	2,0	kein	kein	kein	4,0	kein	kein
b) N-Quelle g	0,37	0,25	0,25	0,37	0,25	0,25	kein	kein	kein	0,37	kein	kein
Neutralisiert od. nicht	nicht	nicht	nicht	nicht	nicht	nicht	ja	ja	ja	nicht	ja	ja
3. Kultur (14 Tage).												
Erntegewicht . . g	0,362	0,245	0,382	0,416	0,000	0,000	1,395	1,425	0,830	0,000	0,915	1,330
Volum d. Kulturflüssigkeit . . . . . . ccm	29,0	26,0	28,0	30,0	27,5	28,0	12,0	27,0	27,0	27,5	20,0	22
Pro 10 ccm $\frac{N}{1}$ NaOH-Lös. verbraucht a)	—	—	—	—	1,05	1,20	—	—	—	2,0	—	—
b)	—	—	—	—	1,00	1,15	—	—	—	1,8	—	—
Auf die entspr. Säure berechnet . . . . %	—	—	—	—	0,383	0,438	—	—	—	1,260	—	—
Zusatz: a) C-Quelle g	1,25	1,25	1,25	2,0	kein	kein	5,0	5,0	5,0	kein	4,0	4,0
b) N-Quelle g	0,37	0,25	0,25	0,37	kein	kein	0,37	0,25	0,25	kein	0,25	0,25
Neutralisiert od. nicht	nicht	nicht	nicht	nicht	ja	ja	nicht	nicht	nicht	ja	nicht	nicht
4. Kultur (6 Tage).												
Erntegewicht . . g	0,400	0,082	0,124	0,442	0,398	0,412	0,256	0,000	0,000	0,936	0,000	0,000
Zusatz: b) C-Quelle g	1,25	1,25	1,25	2,0	2,0	2,0	5,0	be-	be-	4,0	be-	be-
b) N-Quelle g	0,37	0,25	0,25	0,37	0,25	0,25	0,37	endet	endet	0,37	endet	endet
5. Kultur (14 Tage).												
Erntegewicht . . g	0,375	0,000	0,000	0,392	0,430	0,345	0,000			0,000		

Vers. VII.

Aspergillus niger mit NH_4Cl, NH_4NO_3 und $(NH_4)_2SO_4$ als N-Quelle und Zucker und Glyzerin. Vol. = 50 ccm; Temp. — 25—26°.

C-Quelle	20% Glyzerin			32% Zucker		
N-Quelle	1,495% NH_4NO_3	1% NH_4Cl	1,234% $(NH_4)_2SO_4$	1,495% NH_4NO_3	1% NH_4Cl	1,234% $(NH_4)_2SO_4$
No. der Kolben	1	2	3	4	5	6
1. Kultur (14 Tage). Erntegewicht . . . . . g	0,761	1,838	1,844	1,647	1,757	1,680
Volum d. Kulturflüssigk. ccm	32,0	34,0	33,0	26,0	31,0	27,0
Zusatz nach der Kultur:						
a) C-Quelle g	5	5	5	8	8	8
b) N-Quelle g	0,37	0,25	0,31	0,37	0,25	0,31
2. Kultur (12 Tage). Erntegewicht . . . . . g	1,317	**0,000**	1,095	1,270	**0,000**	0,810
Volum d. Kulturflüssigk. ccm	22,0	32,5	22,0	19,0	31,5	20,0
Pro 10 ccm $\frac{N}{1}$ NaOH-Lösung verbraucht ccm:						
a) mit Methylorange } als	—	1,05	—	—	1,40	—
b) mit Methylviolett } Indic.	—	1,00	—	—	1,40	—
Auf die entsprechende Säure berechnet . . . . %	—	0,383	—	—	0,511	—
Zusatz nach der Kultur:						
a) C-Quelle g	5	kein	5	4	kein	4
b) N-Quelle g	0,37	kein	0,31	0,37	kein	0,31
Neutralisiert oder nicht .	nicht	ja	nicht	nicht	ja	nicht
3. Kultur (3 Mon.). Erntegewicht . . . . . g	0,465 [1]	1,112	**0,000**	**0,000**	1,700	**0,000**
Volum d. Kulturflüssigk. ccm	17,0	25,0	19,0	18,5	23,5	19,0
Pro 10 ccm $\frac{N}{1}$ NaOH-Lösung verbraucht ccm:						
a) mit Methylorange } als	1,00	1,60	2,20	1,60	1,50	2,70
b) mit Methylviolett } Indic.	1,00	1,50	2,10	1,50	1,50	2,75
Auf die entsprechende Säure berechnet . . . . %	0,626	0,584	1,078 [2]	1,008	0,548	1,323 [2]
Nach d. Versuchsschl. $C_2H_2O_4$ als $CaC_2O_4 \cdot H_2O$ gefdn. g	0,016	0,000	0,000	0,009	0,000	0,000

1) Nach der Titrierung und $C_2H_2O_4$-Bestimmung wurden zu dem Reste dieser Kulturflüssigkeit 2 g Zucker und 0,3 g NH_4NO_3 hinzugefügt, und nach 10 Tagen wurde gar keine Pilzentwicklung beobachtet; also ist diese Ernte die letzte und die entsprechende Azidität ist die Grenzazidität.

2) $\frac{1}{2}$ H_2SO_4.

Vers. VIII.

Penicillium glaucum und *P. griseum*. NH_4Cl, NH_4NO_3 und $(NH_4)_2C_6H_6O_7$ als N-Quelle. Vol. = 50 ccm; Temp. = 22—23° C.; Rohrzucker 5%; Kulturdauer 20—22 Tage.

Pilzart	*Penicillium griseum*			*Penicillium glaucum*		
Zuckergehalt	5	5	5	5	5	5
N-Quelle	1% NH_4Cl	1,495% NH_4NO_3	2,110% $(NH_4)_2C_6H_6O_7$	1% NH_4Cl	1,495% NH_4NO_3	2,110% $(NH_4)_2C_6H_6O_7$
1. Kult. (22 T.). Erntegew. g	*0,605*	*0,350*	*0,350*	*0,678*	*0,455*	*0,688*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . ccm	41,0	42,0	43,0	41,5	42,0	40,5
Zusatz nach der Kultur:						
a) Zucker g	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
b) N-Quelle g	0,500	0,748	1,050	0,500	0,748	1,050
2. Kult. (20 T.). Erntegew. g	*0,000*[1]	*0,445*	*0,735*	*0,062*	*0,480*	*0,810*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . ccm	?	?	33,0	?	?	29,0
Zusatz nach der Kultur:						
a) Zucker g	0,0	2,5	2,5	0,0	2,5	2,5
b) N-Quelle g	0,000	0,748	1,050	0,000	0,748	1,050
3. Kult. (20 T.). Erntegew. g	**0,000**	**0,000**	*0,455*	**0,000**	**0,000**	*0,545*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . ccm	39,0	36,0	30,0	43,5	36,0	25,5
Pro 10 ccm $\frac{N}{1}$ NaOH-Lösung verbraucht ccm:						
a) mit Methylorange } als	1,00	0,70	—	0,40	0,25	—
b) mit Methylviolett } Indic.	1,00	0,60	—	0,40	0,25	—
Auf die entspr. Säure ber. %	0,365	0,441	—	0,146	0,157	—
Zusatz nach der Kultur:						
a) Zucker g	—	—	2,5	—	—	2,5
b) N-Quelle g	—	—	1,050	—	—	1,050
Neutralis. m. NaOH-Lös. (m. Methylorange a. I.) od. nicht	ja	ja	nicht	ja	ja	nicht
4. Kult. (21 T.). Erntegew. g	*0,365*	*0,525*	*0,522*	*0,452*	*0,305*	*0,510*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . ccm	24,0	20,5	28,5	27,0	20,0	23,5
Pro 10 ccm $\frac{N}{1}$ NaOH-Lösung verbraucht ccm:						
a) mit Methylorange } als	0,75	0,90	—	0,30	0,20	—
b) mit Methylviolett } Indic.	0,75	0,80	—	0,30	0,20	—
Auf die entspr. Säure ber. %	0,274	0,441	—	0,109	0,126	—
Grenzerntegewicht[2]	0,605	0,795	⟩ 2,062	0,740	0,935	⟩ 2,553

1) Unwägbar.

2) Das summarische Gewicht, das wir ohne Neutralisation zu bekommen imstande sind.

Vers. IX.

Aspergillus niger, Penicillium glaucum und *Saccharomyces rosaceus* mit Ammonoxalat als N-Quelle. Traubenzucker 4%: Vol. = 50 ccm; Temp. 22—23° C.; nach jeder Kultur fand ein Zusatz von 2 g Zucker und 0,5 g Ammonoxalat statt.

Pilzart		*Asperg. niger*		*Penic. glauc.*		*Sacch. rosac.*	
Gehalt an Ammonoxalat	%	1	2	1	2	1	2
1. Kultur (12 Tage). Erntegewicht	g	0,420	0,420	0,625	0,483	0,182	0,159
2. „ (14 „). „	g	0,415	0,385	0,315	0,298	0,052	0,034
Volum der Kulturflüssigkeit	ccm	32,0	32,5	37,5	36,5	?	?
3. Kultur (12 Tage). Erntegewicht	g	0,402	0,411	0,523	0,462	?	0,015

Vers. X.

Aspergillus niger. NH_4Cl und $(NH_4)_2C_4H_4O_6$ als N-Quelle bei gleichzeitiger Darbietung. Vol. — 50 ccm; Temp. = 25—26° C.; Kulturdauer 11—13 Tage. Glyzerin als C-Quelle.

Glyzeringehalt	%	20					
NH_4Cl-Gehalt	%	—	1	1	1	1	1
$(NH_4)_2C_4H_4O_6$-Gehalt	%	6,88	—	0,86	1,72	3,44	6,88
1. Kultur (12 Tage). Erntegewicht	g	1,800	0,675	1,170	1,020	1,085	1,310
Volum der Kulturflüssigkeit . .	ccm	35,0	36,0	35,0	37,5	41,0	36,5
Zusatz nach der Kultur:							
a) Glyzerin	g	5	5	5	5	5	5
b) NH_4Cl	g	—	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
c) $(NH_4)_2C_4H_4O_6$	g	3,44	—	0,43	0,86	1,72	3,44
2. Kultur (11 Tage). Erntegewicht	g	1,660	1,065	2,325	2,525	2,660	1,950
Volum der Kulturflüssigkeit . .	ccm	—	—	—	—	—	—
Zusatz nach der Kultur:							
a) Glyzerin	g	5	5	5	5	5	5
b) NH_4Cl	g	—	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
c) $(NH_4)_2C_4H_4O_6$	g	3,44	—	0,43	0,86	1,72	3,44
3. Kultur (12 Tage). Erntegewicht	g	1,415	0,000	1,592	0,285	1,550	1,425
Volum der Kulturflüssigkeit . .	ccm	16,0	36,0	24,5	29,0	26,0	20,0
Zusatz nach der Kultur:							
a) Glyzerin	g	5	—	5	5	5	5
b) Wasser	ccm	16,0	14,0	8,5	5,0	7,0	12,5
Neue Volumen	ccm	36,0	50,0	36,0	36,0	36,0	36,0
4. Kultur (13 Tage). Erntegewicht	g	1,420	0,000	0,182	0,380	1,182	1,330
Volum der Kulturflüssigkeit . .	ccm	27,0	? —	30,0	30,0	27,5	28,5

Vers. XI.

Penicillium glaucum und *P. griseum*. NH_4Cl, NH_4NO_3 und $(NH_4)_2C_6H_6O_7$ als N-Quelle.
Vol. = 50 ccm; Temp. = 22—23° C.; Rohrzucker 5%; Kulturdauer 20—22 Tage.

Pilzart	*Penicillium griseum*			*Penicillium glaucum*		
Zuckergehalt %	5	5	5	5	5	5
N-Quelle	1% NH_4Cl	1,495% NH_4NO_3	2,110% $(NH_4)_2C_6H_6O_7$	1% NH_4Cl	1,495% NH_4NO_3	2,110% $(NH_4)_2C_6H_6O_7$
1. Kult. (22 T.). Erntegew. g	0,605	0,350	0,350	0,678	0,455	0,688
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . ccm	41,0	42,0	43,0	41,5	42,0	40,5
Zusatz nach der Kultur:						
a) Zucker g	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
b) N-Quelle g	0,500	0,748	1,050	0,500	0,748	1,050
2. Kult. (20 T.). Erntegew. g	0,000	0,445	0,735	0,062	0,480	0,810
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . ccm	?	?	33,0	?	?	29,0
Zusatz nach der Kultur:						
a) Zucker g	0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	2,5
b) N-Quelle g	0,000	0,000	1,050	0,000	0,000	1,050
3. Kult. (20 T.). Erntegew. g	0,000	0,000	0,455	0,000	0,000	0,545
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . ccm	39,0	36,0	30,0	43,5	36,0	25,5
Pro 10 ccm $\frac{N}{1}$ NaOH-Lösung verbraucht ccm:						
a) mit Methylorange } als	1,00	0,70	—	0,40	0,25	
b) mit Methylviolett } Indic.	1,00	0,60	—	0,40	0,25	—
Auf die entspr. Säure ber. %	0,365	0,441	—	0,146	0,157	—
Zusatz nach der Kultur:						
a) Zucker g	kein	kein	2,5	kein	kein	2,5
b) N-Quelle g	kein	kein	1,050	kein	kein	1,050
Neutralis. m. NaOH-Lös. (m. Methylorange a. I.) od. nicht	ja	ja	nicht	ja	ja	nicht
4. Kult. (21 T.). Erntegew. g	0,365	0,525	0,522	0,452	0,305	0,510
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . ccm	24,0	20,5	28,5	27,0	20,0	23,5
Pro 10 ccm $\frac{N}{1}$ NaOH-Lösung verbraucht ccm:						
a) mit Methylorange } als	0,75	0,90	—	0,30	0,20	—
b) mit Methylviolett } Indic.	0,75	0,80	—	0,30	0,20	—
Auf die entspr. Säure ber. %	0,274	0,441	—	0,109	0,126	—
Grenzerntegewicht[1])	0,605	0,795	$\rangle$ 2,062	0,740	0,935	$\rangle$ 2,553

1) Das summarische Gewicht, das wir ohne Neutralisation zu bekommen imstande sind.

Vers. XII.

Aspergillus niger, *Penicillium glaucum* und *Penic. griseum*. KNO_3 als N-Quelle (1%). Zucker 5%; Vol. = 50 ccm; Temp. = 22—23° C. Nach jeder Kultur fand ein Zusatz von {5 g Zucker, 0,5 g KNO_3} statt.

Pilzart		*Asperg. niger*		*Penic. glauc.*		*Penic. gris.*	
		a	b	a	b	a	b
1. Kultur (15 Tage). Erntegewicht	g	0,185	0,195	0,305	0,285	0,105	0,115
2. „ (16 „). „	g	0,760	0,810	1,130	1,022	0,395	0,475
3. „ (14 „). „	g	1,095	1,192	1,562	1,505	0,500	0,365
4. „ (18 „). „	g	0,295	0,195	0,863	0,855	0,431	0,342
5. „ (18 „). „	g	0,300	0,280	0,025	0,352	0,255	0,130
6. „ (18 „). „	g	0,000	0,112	0,000	0,000	0,000	0,082
Reaktion mit Lackmus		sauer	sauer	sauer	sauer	sauer	sauer
Zusatz von Marmorpulver	g	2	2	2	2	2	2
7. Kultur. Pilzentwicklung		+++	+++	+++	+++	+++	+++

Vers. XIII.

Aspergillus niger mit Hippursäure als C-Quelle und NH_4NO_3 als N-Quelle und mit Hippursäure als N-Quelle (mit Zucker). Vol. = 50 ccm; Temp. = 25—26° C.

Gehalt an Hippursäure	%	1 [1])	2	5	3,35	3,35
Zuckergehalt	%	—	—	—	5	30
NH_4NO_3-Gehalt	%	1	1	1	—	—
1. Kultur (20 Tage). Erntegewicht . . .	g	0,087	0,130	? [2])	0,307	0,495
Ungelöste Hippursäure nach der Kultur geblieben		keine	keine	wenig	viel	viel
Zusatz nach der Kultur: a) Zucker . . .	g	—	—	—	2,5	2,5
b) Hippursäure .	g	0,5	1,0	2,5	—	—
2. Kultur (22 Tage). Erntegewicht . . .	g	0,025	0,100	0,078	0,675	0,168
Ungelöste Hippursäure nach der Kultur geblieben		keine	wenig	wenig	wenig	viel
Zusatz nach der Kultur: a) Zucker . . .	g	—	—	—	2,5	2,5
b) Hippursäure .	g	0,5	1,0	2,5	2,0	2,0
3. Kultut (19 Tage). Erntegewicht . . .	g	0,035	0,058	0,058	0,000	0,000
Volum der Kulturflüssigkeit	ccm	35,0	34,0	35,0	30,0	29,0
Ungelöste Hippursäure nach der Kultur geblieben		wenig	wenig	viel	viel	viel
Zusatz nach der Kultur: a) Zucker . . .	g	—	—	—	—	—
b) Hippursäure .	g	0,5	1,0	0,5	—	—
Auf dem Wasserbade abgedampft bis . .	ccm	—	—	—	trocken	5
Darauf gebracht auf	ccm	—	—	—	30,0	29,0
4. Kultur (19 Tage). Erntegewicht . . .	g	0,040	0,087	0,064	0,295	0,000
Volum der Kulturflüssigkeit	ccm	27,0	26,0	28,0	24,0	26,0
Reaktion mit Lackmus		sauer	sauer	sauer	sauer	sauer

1) Bei einem Gehalt an Hippursäure von 1% ist die Lösung schon gesättigt; alle unsere Kulturen wurden also mit gesättigten Lösungen von Hippursäure angestellt, und verschieden war nur das Quantum der ungelösten, kristallinischen Hippursäure.

2) Das Mycelium enthielt die Kriställchen.

Vers. XIV.

Aspergillus niger, *Penicillium glaucum* und *P. griseum* mit „Pepton" als einziger C- und N-Quelle. Vol. = 50 ccm; Temp. = 22—23° C; in den ersten Kulturen fand ein Zusatz von 0,1% Zucker statt.

Pilzart	*Aspergillus niger*			*Penicill. glaucum*			*Penicill. griseum*		
Peptongehalt . %	2,5	5	10	2,5	5	10	2,5	5	10
1. Kult. (18 Tage) Erntegewicht . . . . g	*0,195*	*0,305*	*0.335*	*0.365*	*0,380*	*0,355*	*0,212*	*0.141*	*0.134*
Vol. d. Kulturflüssigk. ccm	85,0	87,0	88,0	89,0	88,0	89,5	89,5	89,0	89,0
Reaktion mit Lackmus .	sauer	sauer	sauer	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.
Kriställchen von Ammonoxalat ausgeschied. . .	keine	keine	keine	viel	viel	viel	keine	keine	keine
Zusatz von Pepton . g	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2. Kult. (20 Tage) Erntegewicht . . . . g	*0,330*	*0,660*	*0,945*	*0.105*	*0.195*	*0.285*	*0,213*	*0,295*	*0,550*
Vol. d. Kulturflüssgk. ccm	73,0	69,0	69,0	75,0	75,5	77,0	76,5	76,0	74,0
Reaktion mit Lackmus .	sauer schwach	sauer schwach	sauer schwach	alkal.	alkal.	alkal.	alkal. stark	alkal. stark	alkal. stark
Zusatz von Pepton . g	1	1	1	1	1	1	1	1	1
3. Kult. (20 Tage) Erntegewicht . . . . g	*0,140*	*0,107*	*0.405*	*0.098*	*0,065*	*0.089*	*0,155*	**0.000**	**0.000**
Vol. d. Kulturflüssigk. ccm	59,0	54,0	56,0	50,0	58,5	65,0	68,0	67,5	65,5
Reaktion mit Lackmus .	alkal. schwach	alkal. schwach	alkal. schwach	alkal. stark	alkal. stark	alkal. stark	alkal.	alkal.	alkal.
Zusatz von Pepton . g	1	1	1	—	-	—	—	—	—
4. Kult. (21 Tage) Erntegewicht . . . . g	*0.105*	*0.054*	*0,080*	**0.000**	**0,000**	**0.000**	**0,000**	**0,000**	**0,000**
Vol. d. Kulturflüssigk. ccm	56,5	53,0	54,5	58,0	66,5	63,0	65,5	65,5	61,5
Reaktion mit Lackmus .	alkal.	alkal.	alkal.	alkal. stark	alkal. stark	alkal. stark	alkal.	alkal.	alkal. schwach
NH_3 in der Kolbenatmosphäre	mäßig	viel	mäßig	sehr viel	sehr viel	sehr viel	mäßig	mäßig	Spuren
Zusatz: a) Pepton . . g	1	1	1	—	—	—	—	—	—
b) KH_2PO_4 . g	—	—	—	1	1	1	1	1	1
5. Kult. (20 Tage) Erntegewicht . . . . g	**0.000**	**0.000**	**0,000**	*0,198*	*0.115*	*0.142*	*0.198*	*0,143*	*0,159*
Vol. d. Kulturflüssigk. ccm	55,0	52,0	53,0	57,0	64,0	60,5	60,0	60,0	58,5
Reaktion mit Lackmus .	alkal.	alkal.	alkal.	alkal. stark	alkal. stark	alkal. stark	neutr.	alkal. schwach	neutr.
NH_3 in der Kolbenatmosphäre	?	?	?	sehr viel	sehr viel	sehr viel	mäßig	viel	Spuren
Zusatz von KH_2PO_4 . g	1	1	1	beendet	beendet	beendet	beendet	beendet	beendet
6. Kult. (21 Tage) Erntegewicht	0,212	0,145	0,225	—	—	—	—	—	—
Grenzerntegewicht . . .	0,770	1,126	1,765	0,568	0,640	0,729	0,580	0,436	0,684

Vers. XXV—XXVI.

Aspergillus niger, Penicillium glaucum und *Mucor stolonifer* mit Chinasäure und Arbutin als C-Quelle; NH_4NO_3 1%; Vol. = 50 ccm; Temp. = 22—23° C.

C-Quelle	Chinasäure (frei)				Arbutin					
Pilzart	*Aspergillus niger*				*Aspergillus niger*				*Penic. glauc.*	*Muc. stol.*
Gehalt an C-Quelle %	1	3	10	20	0,5	1	3	10	3	3
1. Kult. (16 Tage) Erntegewicht . . . . g	*0,105*	*0,273*	*0,640*	*1,700*	*0,064*	*0,123*	*0,358*	*0,085*	*0,043*	*0,055*
Volum der Kulturflüssigkeit . . . . ccm	40,0	37,0	32,5	30,0	44,5	42,5	40,0	45,5	46,0	43,0
Zusatz von C-Quelle . g	2	2	2	5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
2. Kult. (16 Tage) Erntegewicht . . . . g	*0,077*	*0,085*	*0,188*	*0,810*	*0,042*	*0,101*	*0,130*	**0,000**	**0,000**	**0,000**
Volum der Kulturflüssigkeit . . . . ccm	40,0	37,0	30,0	28,0	?	?	?	?	?	?
Zusatz von:										
a) C-Quelle . . . g	2	2	2	5	0,5	0,5	0,5	—	—	—
b) Marmorpulver . g	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1
3. Kult. (15 Tage) Erntegewicht . . . g	*0,165*	*0,207*	*0,185*	*0,725*	*0,057*	*0,057*	*0,060*	*0,000*	*0,000*	*0,000*
Volum der Kulturflüssigkeit . . . . ccm	33,0	30,0	25,0	25,0	?	?	?	?	?	?
Zusatz von C-Quelle . g	2	2	2	verloren	0,5	0,5	0,5			
4. Kult. (18 Tage) Erntegewicht . . . . g	*0,220*	*0,355*	*0,305*		*0,090*	*0,095*	*0,095*			
Volum der Kulturflüssigkeit . . . . . ccm	28,0	25,5	17,0		?	?	?			
Zusatz von C-Quelle . g	2	2	2		0,5	0,5	0,5			
5. Kult. (16 Tage) Erntegewicht . . . . g	*0,124*	*0,180*	*0,290*		*0,145*	*0,022*	*0,035*			
Volum der Kulturflüssigkeit . . . . ccm	20,0	15,5	5,5		?	?	?			
Zusatz von C-Quelle . g	2	2	2		0,5	0,5	0,5			
6. Kult. (16 Tage) Erntegewicht . . . . g	*0,280*	*0,238*	*0,245*		*0,057*	*0,000*	*0,072*			
Volum der Kulturflüssigkeit . . . . ccm	14,0	8,5	3,0		15,0	13,0	11,5			
Reaktion mit Lakmus . .	sauer	sauer	sauer		sauer schwach	sauer schwach	sauer schwach			
Zusatz von:										
a) C-Quelle . . . g	beendet	beendet	beendet		0,5	—	0,5			
b) Marmorpulver . g					—	1	—			
7. Kult. (94 Tage) Erntegewicht . . . . g					0,038	**0,000**	0,037			
Gesamtgewichte	0,971	1,338	1,853	3,235	0,493	0,398	0,787	0,085	0,043	0,055

Vers. XVII.

Aspergillus niger mit Phloridzin, Quercitrin und Glycyrrhizin als C-Quelle: NH_4NO_3 1%; Vol. = 50 ccm; Temp. = 25—26° C.

Glykosid	Phloridzin			Quercitrin			Glycyrrhizin	
Gehalt an Glykosid %	0,5	1,0	3,0	0,5	1,0	3,0	0,5	1,0
1. Kultur (20 Tage) Erntegewicht . . . . . . g	0,033	0,075	0,152	0,025	0,025	0,035	+	+
Zusatz von Glykosid . . g	0,25	0,25	0,25	—	—	—	—	—
2. Kultur (20 Tage) Erntegewicht . . . . . . g	0,030	0,035	0,038	0,021	0,019	0,023	+	+
Zusatz von Glykosid . . g	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	—	—
3. Kultur (25 Tage) Erntegewicht . . . . . . g	0,037	0,032	0,052	0,021	0,030	0,019	+	+
Zusatz von Glykosid . . g	0,25	0,25	0,25	beendet	beendet	beendet	beendet	beendet
4. Kultur (22 Tage) Erntegewicht . . . . . . g	0,026	0,030	0,035	—	—	—	—	—

Vers. XVIII.

Aspergillus niger, Penicillium glaucum, P. griseum, Mucor stolonifer und *Aspergillus flavus* mit Salicin als C-Quelle: NH_4NO_3 1%; Vol. = 50 ccm; Temp. = 22—23° C.

Pilzart	*Aspergill. niger*			*Penicill. glaucum*	*Penicill. griseum*	*Asperg. flavus*	*Mucor stolon.*
Gehalt an Glykosid %	0,5	1,0	3,0	1,0	1,0	1,0	1,0
1. Kultur (16 Tage) Erntegewicht . . g	0,005	0,017	0,028	0,050	0,040	0,002	0,044
Zusatz von Salicin . . . . g	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
2. Kultur (20 Tage) Erntegewicht . . g	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Zusatz von Zucker . . . . g	1	1	1	1	1	1	1
3. Kultur (16 Tage) Erntegewicht . . g	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Volum der Kulturflüssigkeit . . . ccm	38,0	38,5	38,0	—	—	—	—
Pro „Volum" $\frac{N}{1}$ NaOH-Lös. verbraucht:							
a) Methyl-Orange (als Indic.) . . .	0,1	0,15	0,35	—	—	—	—
b) Methyl-Violett (als Indic.) . . .	0,0	0,05	0,10	—	—	—	—
Zusatz von Marmorpulver . . . . . g	—	—	—	1	1	1	1
4. Kultur (15 Tage) Entwicklung . . .	—	—	—	—	—	—	—
Saligenin-Nachweis (durch Eisenchlorid) . .	viel	viel	viel	viel	viel	kein	viel

Vers. XIX.

Aspergillus niger, *A. flavus*, *Penicillium glaucum*, *Pen. griseum*, *Mucor stolonifer*, *Saccharomyces cerevisiae* mit Helicin als C-Quelle. NH_4NO_3 1%; Vol. = 50 ccm; Temp. = 22—23° C.

Pilzart	*Aspergillus niger*						*Penicill. glaucum*			*Pen. gris.*	*Asp. flav.*	*Muc. stol.*	*Sacch. cerev.*
Gehalt an Salicin %	0,5		1,0		3,0		0,3	0,6	1,0	0,3	0,3	0,3	0,3
Entwicklung des Pilzes nach 10 Tagen	+	+	++	++	+++	+++	+	+	—	+	+	+	+
Erntegewicht nach 15 Tagen g	0,075	0,045	0,087	0,122	0,245	0,225	?	?		?	?	?	?
Salicylaldehyd-Nachweis (Geruch und Eisenchlorid)	kein	kein	kein	kein	kein	kein	viel	viel	Spuren	viel	viel	viel	Spuren
Zusatz: a) Helicin g	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	—	—	—	—	—	—	—
b) Zucker g	—	—	—		—	—	1	1	—	1	1	1	—
	wurde nicht sterilisiert; nach 8 Stdn. überall starker Geruch nach Salicylaldehyd (auch mit Fe_2Cl_6 nachgewiesen) und später keine Pilzentwicklung.						überall keine Pilzentwicklung (nach der Sterilisierung bei 100°).						

Vers. XX.

Aspergillus niger, *Penicillium glaucum* und *P. griseum* mit weinsaurem Ammon als C- und N-Quelle.

Pilzart	*Aspergillus niger*								*Penicillium griseum*				*Penic. glauc.*	
Temperatur	20° C.		25° C.			32° C.			20° C.		30° C.		20° C.	30° C.
No. der Kolben	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Gehalt an weinsaur. Ammon %	1	5	1	3	10	1	5	5	5	1	5	1	1	1
Volum d. Kulturflüssigkeit ccm	100	100	50	50	50	100	100	100	50	50	50	50	50	50
1. Kultur (16 Tage) Erntegewicht g	0,133	0,055	0,0205	0,010	0,012	0,055	0,030	0,030	0,000	0,000	0,015	0,002	0,052	0,025
Reaktion mit Lackmus	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	neutr.	sauer	sauer	sauer	sauer	alkal.	alkal.
NH_3 in der Kolbenatmosphäre	Spuren	viel	?	?	?	Spuren	kein	Spuren	kein	kein	kein	kein	sehr viel (Geruch)	sehr viel (Geruch)
2. Kultur (16 Tage) Erntegewicht g	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Reaktion mit Lackmus	alkal.	alkal.	?	?	?	alkal.	alkal.	neutr.	sauer	sauer	neutr.	sauer	alkal.	alkal.
NH_3 in der Kolbenatmosphäre	viel	viel	?	?	?	viel	viel	Spuren	—	—	—	—	sehr viel	sehr viel
Zusatz von KH_2PO_4	1	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	1
3. Kultur (15 Tage) Erntegewicht g	0,052	—	—	—	—	—	0,036	0,022	—	—	—	—	0,024	0,032

Vers. XXI.

Aspergillus niger und *Penicillium glaucum* mit 3% weinsaurem Kali als C-Quelle und Ammoniumnitrat resp. Ammoniumoxalat als N-Quelle; Vol. = 50 ccm.

Temperatur	20° C.				32° C.	
Pilzart	*Penicill. glauc.*		*Asperg. niger*		*Asperg. niger*	
No. der Kolben	1	2	3	4	5	6
N-Quelle (überall 1%)	NH_4NO_3	$(NH_4)_2C_2O_4$	NH_4NO_3	$(NH_4)_2C_2O_4$	NH_4NO_3	$(NH_4)_2C_2O_4$
1. Kult. (16 Tage). Erntegewicht . . . . g	0,038	0,040	0,065	0,048	0,080	0,055
Farbe d. Kulturflüssigkeit	rosa	rosa	gelb	gelb	farblos	farblos
Reaktion auf Lackmus .	alkal. (stark)	alkal. (stark)	alkal.	alkal.	alkal.	alkal.
NH_3 in der Kolbenatmosphäre	sehr viel	sehr viel	wenig	viel	mäßig	viel
2. Kult. (16 Tage). Erntegewicht . . . . g	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Zusatz von Zucker . g	2	2	—	—	4	4
3. Kult. (10 Tage). Erntegewicht . . . . g	0,000	0,000	—	—	0,946	1,028
Zusatz von KH_2PO_4 . g	1	1	1	1	—	—
4. Kult. (14 Tage). Erntegewicht . . . . g	0,385	0,296	0,094	0,057	—	—

Einige Erklärungen zu den Tabellen Vers. XXII—XXVI.

Diese Versuche unterscheiden sich von allen übrigen unserer Versuche dadurch, daß in denselben nicht nur die physikalischen Kulturbedingungen (Temperatur usw.), sondern auch einige der wichtigsten[1]) Ernährungsbedingungen, wie der Zuckergehalt und das Volum der Kulturflüssigkeit (also Konzentration des Zuckers), von Kultur zu Kultur fast vollständig konstant[2]) gehalten wurden.

Das Volum war in allen Kulturen 100 ccm, und nach jeder Kultur wurde es durch einen entsprechenden Wasserzusatz wieder auf 100 ccm gebracht.

Die Zuckerbestimmung fand durch Polarisation[3]) mit dem

1) Näheres siehe p. 33—38.

2) Siehe p. 35—38.

3) Siehe p. 34—38. Die Länge (l) des Röhrchens wurde je nach der Durchsichtigkeit der Kulturflüssigkeit gleich 1 oder 2 gewählt. In den Tabellen aber ist die Drehung fast überall für l = 2 angeführt. Um von den Drehungszahlen zu den Zuckerprozenten zu kommen, muß man sie mit dem Koeffizienten 0,95 (bei l = 2), resp.

Halbschattenapparat statt, worauf nach jeder Kultur der Zuckergehalt durch einen entsprechenden Zusatz von Zucker wieder auf seine anfängliche Stärke gebracht wurde. Die Zeile „Zuckerverbrauch" zeigt zugleich, wieviel Gramm Zucker in jedem Fall zugesetzt worden war. Für die Kulturen benutzte ich Traubenzucker und zwar in Konzentrationen von 5, 10, 15, 20, 25 und 30%; da die Konzentration von 20% sich als die günstigste erwiesen hatte, so wurden in einigen Versuchen nur mit dieser Konzentration Kulturen angestellt.

Als anfängliche Konzentration der N-Quelle wurde immer eine solche angenommen, die für jede der betreffenden N-Verbindungen die 1% Chlorammon gleiche Quantität Stickstoff (261 mg) enthält; nach jeder Kultur fand ein Zusatz eines gleichen Quantums der N-Quelle statt.

Von den N-Verbindungen benutzte ich hier weinsaures, oxalsaures, salzsaures und salpetersaures Ammon, dann Pepton und Asparagin.

Außerdem wurde jeder neuen Kultur noch ein Zusatz von 5 ccm der Lösung A, also 0,25 g KH_2PO_4, 0,125 g $MgSO_4$ und 0,025 g KCl, zugegeben.

Die Kulturdauer war gewöhnlich sechs Tage; bei der gewählten Temperatur (25–26° C.) und den anderen Kulturbedingungen ist nach dieser Zeit das Mycel fast vollständig entwickelt und normal ist schon die Konidienbildung beendigt.

In einigen Fällen wurde die Kulturdauer bis zu 20 Tagen verlängert. Die Versuche XXII und XXIII, XXIV und XXV wurden streng parallel (also gleichzeitig usw.) angestellt. Darum sind ihre Resultate untereinander noch vergleichbarer als mit den anderen.

Nach der Beendigung wurden bei diesen Versuchen in den meisten Kulturen einige analytische Bestimmungen der Kulturflüssigkeit vorgenommen. Die sämtlichen Kulturflüssigkeiten wurden auf 100 ccm gebracht, und in dieser Lösung die Parallelbestimmungen des Dextrosegehaltes durch Polarisation und Titrieren mit der Fehlingschen Lösung nach Soxhlet[1]) ausgeführt.

1,9 (bei l = 1) multiplizieren; durch weitere Multiplizierung des Produktes mit 0,01 des entsprechenden Volums der Kulturflüssigkeit erhalten wir den in diesem Volumen vorhandenen Zuckergehalt in g.

1) Siehe König, l. c. 227.

Dann wurde die Reaktion der Kulturflüssigkeit gegen Lackmus festgestellt[1]) und noch der Gehalt der Oxalsäure, durch Fällung als $CaC_2O_4 \cdot H_2O$ [2]), bestimmt.

Vers. XXII.

Aspergillus niger mit weinsaurem Ammon als N-Quelle (1,72 %). Vol. = 100 ccm; Temp. = 25—26° C.; Kulturdauer 6 Tage.

Traubenzuckergehalt %	5	10	15	20	25	30
1. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*0,747*	*1,207*	*1,552*	*1,345*	*1,315*	*1,520*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	87,5	86,0	83,0	87,0	87,5	87,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	1,38	2,80	4,58	8,88	13,75	18,95
Mit der Korrektion an 1,72 % weinsaures Ammon . . . . °	0,50	1,92	3,70	8,00	12,87	18,07
Zuckergehalt . . . . g	0,42	1,56	2,91	6,61	10,70	14,94
Zuckerverbrauch . . . . g	4,58	8,44	12,09	13,39	14,30	15,06
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	16,3	14,3	12,8	10,0	0,9	10,1
2. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*1,055*	*1,905*	*4,180*	*4,465*	*6,300*	*4,880*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	77,0	67,0	66,0	67,5	50,5	62,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	— 0,25	0,00	0,50	2,95	2,50	16,00
Zuckergehalt . . . . g	0,00	0,00	0,31	1,89	1,20	9,42
Zuckerverbrauch . . . . g	5,00	10,00	14,69	18,11	23,80	20,58
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	21,1	19,0	28,4	24,7	26,5	23,7
3. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*1,565*	*2,680*	*3,650*	*3,730*	*3,870*	*4,015*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	73,0	64,0	69,5	76,0	72,5	72,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	0,00	0,00	2,00	10,00	9,00	15,00
Zuckergehalt . . . . g	0,00	0,00	1,32	7,22	6,20	10,26
Zuckerverbrauch . . . . g	5,00	10,00	13,68	12,78	18,80	19,74
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	31,3	26,8	26,7	29,2	20,6	20,3

1) Es wurde auch versucht, die Aziditätsbestimmungen durch Titrieren mit NaOH-Lösung mit Methylorange als Indikator auszuführen. Leider aber war das wegen der dunklen Lösungsfarbe nur in sehr wenigen Fällen möglich, und da diese vereinzelten Zahlen kein Interesse bieten, so habe ich sie in den Tabellen garnicht angegeben.

2) Die Methode siehe bei Wehmer, l. c.

(Fortsetzung von Vers. XXII.)

Traubenzuckergehalt %	5	10	15	20	25	30
4. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*1,392*	*2,805*	*4,617*	*5,760*	*5,383*	*4,630*
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm	80,0	70,5	59,5	65,5	69,5	77,5
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	− 0,50	0,00	−0,125	2,50	10,00	20,00
Zuckergehalt . . . . g	0,00	0,00	0,00	1,56	6,60	14,72
Zuckerverbrauch . . . . g	5,00	10,00	15,00	18,44	18,40	15,28
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	27,8	28,0	30,8	31,2	29,3	30,3
5. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*1,405*	*2,535*	*3,310*	*3,875*	*4,750*	*5,600*
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm	81,0	76,0	77,0	78,5	75,0	77,5
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	0,00	0,00	− 0,25	7,00	10,00	16,50
Zuckergehalt . . . . g	0,00	0,00	0,00	5,22	7,13	12,15
Zuckerverbrauch . . . . g	5,00	10,00	15,00	14,78	17,87	17,85
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	28,1	25,3	22,1	26,2	26,6	31,3
6. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*1,200*	*2,575*	*3,390*	*3,345*	*4,220*	*3,970*
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm	85,0	78,5	81,0	88,0	81,0	86,5
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	0,00	0,00	4,00	10,50	13,00	14,00
Zuckergehalt . . . . g	0,00	0,00	3,08	8,77	10,00	11,50
Zuckerverbrauch . . . . g	5,00	10,00	11,92	11,23	15,00	18,50
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	24,0	25,7	28,4	29,8	28,1	21,5
7. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*1,520*	*2,738*	*3,690*	*4,792*	*3,970*	*5,445*
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm	83,0	75,0	78,0	75,0	80,0	74,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	0,00	− 0,15	1,50	2,50	10,50	10,00
Zuckergehalt . . . . g	0,00	0,00	1,11	1,78	7,98	7,03
Zuckerverbrauch . . . . g	5,00	10,00	13,89	18,22	17,02	22,97
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	30,4	27,4	26,6	26,3	23,3	23,7
8. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*1,325*	*2,645*	*3,625*	*4,415*	*3,910*	*3,960*
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm	75,0	78,0	78,0	74,0	84,0	82,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	0,00 ?	− 0,25	1,50	5,50	12,30	21,80
Zuckergehalt . . . . g	0,00 ?	0,00	1,11	3,87	9,82	16,98
Zuckerverbrauch . . . . g	5,00 ?	10,00	13,89	16,13	15,18	13,02
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	26,5	26,5	26,1	27,4	25,7	30,4

(Fortsetzung von Vers. XXII.)

Traubenzuckergehalt %	5	10	15	20	25	30
Die Gesamterntegewichte aller 8 Kult. g	*10,21*	*19,09*	*28,01*	*31,73*	*33,72*	*34,32*
D. Gesamtzuckerverbrauch aller 8 Kult. g	39,6	78,4	110,2	123,1	140,4	143,0
Die mittl. Erntegewichte aller 8 Kult. g	1,276	2,386	3,501	3,966	4,215	4,290
Der mittl. Zuckerverbrauch aller 8 Kult. g	4,95	9,800	13,775	15,387	17,547	17,874
Mittlere Trockensubstanzbildung aus 100 g verbraucht. Zuckers . . . g	25,8	24,3	25,4	25,8	24,0	24,0

Analyse der Kulturflüssigkeiten des Versuches XXII nach dessen Schluß.

Für die Kultur auf der Zuckerkonzentration %	5	10	15	20	25	30
Letztes Volumen . . . . ccm	75,0	78,0	78,0	74,0	84,0	82,0
Volum gebracht auf . . . . . . ccm	100	100	100	100	100	100
Beobachtete Drehung (l = 2) . . . °	0,00	0,00	1,20	4,00	10,00	18,00
Zuckergehalt in 100 ccm . . . . g	0,00	0,00	1,14	3,80	9,50	17,10
Für die Zuckerbestimmung nach Soxhlet genommen . . . . ccm	10	10	10	10	10	10
Verdünnt bis . . . . ccm	10	10	10	40	150	200
Für 10 ccm der Fehlingschen Lösung (= 0,0475 g Glykose) verbraucht ccm	-		2,50	7,75	7,50	6,10
Zuckergehalt in 100 ccm . . . . g	0,000	0,000	1,900	2,453	9,500	15,570
Differenz zwischen Polarisierung und Titrierung . . . . g	0,000	0,000	+0,760	−1,347	0,000	−1,530
Reaktion d. Kulturflüssigkeit auf Lackmus	neutral	sauer	sauer	sauer	sauer	sauer
Zur $C_2H_2O_4$- (als $CaC_2O_4 \cdot H_2O$) Bestimmung genommen . . . . . . ccm	25	25	25	25	25	25
$CaC_2O_4 \cdot H_2O$ gefunden . . . . . . g	0,795	0,592	0,213	0,000	0,000	0,000

Vers. XXIII.

Aspergillus niger mit Chlorammon als N-Quelle (1%). Volum = 100 ccm; Temp. = 25—26° C.; Kulturdauer 6 resp. 20 Tage.

Traubenzuckergehalt %	5	10	15	20	25	30
1. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*0,795*	*1,122*	*1,252*	*1,317*	*1,215*	*1,305*
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm	84,0	83,0	83,5	84,5	85,5	86,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	2,40	6,25	11,20	17,25	23,50	28,00
Zuckergehalt . . . . g	1,92	4,93	8,88	13,85	19,09	22,88
Zuckerverbrauch . . . . g	3,08	5,07	6,12	6,15	5,91	7,12
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz ausgebildet . . . . . g	25,8	22,1	20,5	21,4	20,5	18,3

(Fortsetzung von Vers. XXIII.)

Traubenzuckergehalt %	5	10	15	20	25	30
2. Kultur. 6 Tage. Pilzentwicklung	+ [1]	+ [1]	+ [1]	—	—	—
20 Tage. Erntegewichte g	*0,940*	*0,870*	*2,122*	*1,853*	*2,005*	*1,120*
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm	76,5	82,5	75,0	79,0	79,0	84,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	1,00	6,95	5,50	10,90	14,00	26,50
Zuckergehalt . . . . g	0,73	5,45	3,92	8,18	10,51	21,14
Zuckerverbrauch . . . . g	4,27	4,55	11,08	11,82	14,49	8,86
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	22,0	19,1	19,1	15,7	13,8	12,6
3. Kultur. 6 Tage. Pilzentwicklung	+ [1]	+ [1]	—	—	—	—
10 „ „	+ [1]	+ [1]	+ [1]	—	—	+ [1]
20 „ Erntegewichte g	*1,470*	*1,613*	*0,290*	*0,000*	*0,000*	*0,000*
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm	75,0	78,0	78,0	87,0	87,5	88,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	0,00	4,00	17,50	—	—	—
Zuckergehalt . . . . g	0,00	2,96	12,97	20,00	25,00	30,00
Zuckerverbrauch . . . . g	5,00	7,04	2,03	0,00	0,00	0,00
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	29,4	22,9	14,3	—	—	—
Zusatz von Marmorpulver . . . . g	—	—	—	5	5	5
4. Kultur. 6 Tage. Pilzentwicklung	—	—	—	+++	+++	+++
6 „ Erntegewichte g	—	—	—	3,800	4,930	5,230
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm				61,0	57,0	65,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	Nach 20 Tagen noch gar keine Entwicklung			6,50	9,00	14,00
Zuckergehalt . . . . g				3,78	4,87	8,65
Zuckerverbrauch . . . . g				16,22	20,13	21,35
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g				23,4	24,5	24,5
Zusatz von Marmorpulver . . . . g	5	5	5	5	5	5
5. Kultur. 6 Tage. Erntegewichte g	verloren	2,630	5,370	3,672	5,410	5,102
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm		81,0	65,0	68,0	61,0	63,5
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °		2,50	1,50	10,00	9,00	17,50
Zuckergehalt . . . . g		1,92	0,93	6,46	5,21	10,55
Zuckerverbrauch . . . . g		8,08	14,07	13,54	19,79	19,45
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g		32,5	38,1	27,1	27,3	26,2
Zusatz von Marmorpulver . . . . g		5	5	5	5	5

1) Ganz unwägbar; oft nur eine Sporenkeimung.

(Fortsetzung von Vers. XXIII.)

Traubenzuckergehalt %		5	10	15	20	25	30
6. Kultur. 6 Tage. Erntegewichte g			3,455	3,982	6,585	5,962	3,490
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm			67,0	69,0	52,5	57,0	76,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °			0,00	0,00	0,00	9,00	25,00
Zuckergehalt . . . . g			0,00	0,00	0,00	4,87	18,05
Zuckerverbrauch . . . . g			10,00	15,00	20,00	20,13	11,95
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . g			34,5	26,5	32,9	29,6	29,2
Zusatz von Marmorpulver . . . . . g			5	5	5	5	5
7. Kultur. 6 Tage Erntegewichte g			3,365	4,340	3,825	4,400	5,395
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm			69,5	66,0	77,0	58,5	68,0
Zuckergehalt (siehe die analytischen Angaben) . . . . g			0,00	0,00	8,65	4,75	10,45
Zuckerverbrauch . . . . g			10,00	15,00	11,35	20,25	19,55
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . g			33,6	28,9	33,7	21,7	27,6
Kulturen ohne Marmorzusatz	Gesamterntegewichte . g	3,205	3,605	3,664	3,170	3,220	2,425
	Gesamtzuckerverbrauch g	12,36	16,68	19,23	17,97	20,40	15,98
	Mttl. Trockensubstanzbild. aus 100 g verbr. Zuck. g	25,9	21,6	19,0	17,6	15,7	15,2
Kulturen mit Marmorzusatz	Gesamterntegewichte . g		9,450	13,692	17,882	20,702	19,217
	Gesamtzuckerverbrauch g		28,08	44,07	61,11	80,30	72,30
	Mttl. Trockensubstanzbild. aus 100 g verbr. Zuck. g		33,6	31,1	29,3	25,8	26,6

Analyse der Kulturflüssigkeiten des Vers. XXIII nach dessen Schluß.

Das letzte Volum gebracht auf . . . . ccm	100	100	100	100	100
Beobachtete Drehung (l = 2) . . . . . °	0,00	– 0,15	4,55	2,50	5,50
Zuckergehalt in 100 ccm . . . . g	0,000	0,000	8,645	4,750	10,450
Für die Zuckerbestimmung nach Soxhlet genommen . . . . ccm	10	10	10	10	10
Verdünnt bis . . . . ccm	10	10	100	50	100
Für 10 ccm Fehlingscher Lösung (= 0,0475 Glykose) verbraucht . . . . ccm	–	—	5,50	5,25	5,10
Zuckergehalt in 100 ccm . . . . g	0,000	Spuren	8,636	4,523	9,310
Differenz zwischen Polarisierung u. Titrierung g	0,000	0,000	–0,009	–0,227	–1,140
Reaktion der Kulturflüssigkeit auf Lackmus .	sauer	sauer	sauer	sauer	sauer
Zur $C_2H_2O_4$- (als $CaC_2O_4 \cdot H_2O$) Bestimmung genommen . . . . ccm	25	25	25	25	25
$CaC_2O_4 \cdot H_2O$ gefunden . . . . g	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Vers. XXIV.

Aspergillus niger mit oxalsaurem, weinsaurem, salzsaurem und salpetersaurem Ammon als N-Quelle, mit und ohne Marmorzusatz; Vol. = 100 ccm; Temp. = 25—26° C.: Kulturdauer sechs Tage.

N-Quelle	1,196% oxalsaures Ammon		1,72% weinsaures Ammon		1% Chlor-ammon	1,492% Ammon-nitrat
Traubenzuckergehalt %	20	20	20	20	20	20
Zusatz von Marmorpulver g	5	—	5	—	5	5
1. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*2,815*	*2,590*	*1,400*	*2,335*	*0,215*	*0,235*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	73,0	77,0	86,0	82,0	89,0	89,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung °	?	11,00	?	8,00	17,00	17,50
Zuckergehalt . . . . g	?	8,05	?	6,23	14,33	14,80
Zuckerverbrauch . . . . g	?	11,95	?	13,77	5,67	5,20
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . g	?	21,70	?	16,96	3,79	4,52
Zusatz zu d. Kulturflüssigk.:						
a) Zucker . . . . g	10,00	11,95	10,00	13,77	5,67	5,20
b) Marmorpulver . . . . g	5	—	5	—	5	5
2. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*4,367*	*3,285*	*5,145*	*3,368*	*1,220*	*2,618*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	62,5	75,0	68,0	77,0	88,5	82,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung °	?	9,60	?	9,50	14,5	13,6
Zuckergehalt . . . . g	?	6,84	?	6,95	12,19	10,59
Zuckerverbrauch . . . . g	?	13,16	?	13,05	7,81	9,41
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . g	?	25,0	?	25,8	15,6	27,8
Zusatz zu der Kulturflüssigkeit:						
a) Zucker . . . . g	10,00	13,16	10,00	13,05	7,81	9,41
b) Marmorpulver . . . . g	5	—	5	—	5	5
3. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	*3,950*	*5,370*	*2,880*	*4,490*	*4,240*	*2,425*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	55,0	67,0	81,0	75,0	72,5	71,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung °	?	3,50	?	7,0	8,0	15,0
Zuckergehalt . . . . g	?	2,23	?	4,99	5,51	10,12
Zuckerverbrauch . . . . g	?	17,77	?	15,01	14,49	9,88
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . g	?	30,2	?	29,9	29,3	24,5
Zusatz zu der Kulturflüssigkeit:						
a) Zucker . . . . g	10,00	17,77	10,00	15,01	14,49	9,88
b) Marmorpulver . . . . g	5	—	5	—	5	5

(Fortsetzung von Vers. XXIV.)

N-Quelle	1,196 % oxalsaures Ammon		1,72 % weinsaures Ammon		1 % Chlor-ammon	1,492 % Ammon-nitrat
Traubenzuckergehalt %	20	20	20	20	20	20
4. Kultur. Erntegewichte . . . g	*0,000*	*4,365*	*4,630*	*4,862*	*3,615*	*2,575*
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	95,0	65,0	70,0	67,0	65,0	70,0
Zuckergehalt (siehe die analytischen Angaben) . . . . g	?	2,75	0,00	2,18	5,70	7,88
Zuckerverbrauch . . . . g	?	17,25	?	17,82	14,30	12,12
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz ausgebildet . . . . . g	?	25,3	?	27,3	25,3	21,3
Zusatz zu der Kulturflüssigkeit: Phosphorsäure	bis zu saurer Reakt.	beendet	beendet	beendet	beendet	beendet
5. Kultur. Erntegewichte . . . g	0,000	—	—	—	—	—
Gesamterntegewicht aller vier Kultur. g	11,132	15,610	14,055	15,055	9,290	7,853
Gesamt-Zuckerverbrauch aller vier Kulturen . . . . g	?	60,13	50,00	59,65	42,27	36,61
Mittlere Erntegewichte aus allen vier Kulturen . . . . g	3,711	3,902	3,514	3,764	2,322	1,963
Mittlerer Zuckerverbrauch aus allen vier Kulturen . . . . g	?	15,03	12,50	14,91	10,57	9,15
Mittlere Trockensubstanzbildung aus 100 g verbraucht. Zuckers . . . g	?	26,0	28,1	25,2	22,0	21,4

Analyse der Kulturflüssigkeiten nach dem Versuchschluß Vers. XXIV.

Das letzte Volum gebracht auf . ccm	100	100		100	100	100
Beobachtete Drehung . . . . . °	?	2,90	?	2,30	6,00	8,30
Zuckergehalt in 100 ccm . . . . g	?	2,755	?	2,185	5,700	7,885
Für Zuckerbestimmung nach Soxhlet genommen . . . . ccm	wurde	10	10	10	10	10
Verdünnt bis . . . . ccm	nicht	10	10	10	50	100
Für 10 ccm Fehlingscher Lösung (= 0,0475 Glykose) verbraucht ccm	analysiert	1,65	0,00	4,25	5,00	6,40
Zuckergehalt in 100 ccm . . . . g		2,879	0,00	1,118	4,750	7,422
Differenz zwischen Polarisierung und Titrierung . . . . g		+0,124	?	−1,067	−0,950	−0,463
Reaktion der Kulturflüssigkeit auf Lackmus		sauer	sauer	sauer	sauer	sauer
In 25 ccm der Kulturflüssigkeit $CaC_2O_4 \cdot H_2O$ gefunden . . . . . . g		0,124	0,000	0,115	0,000	0,000

Vers. XXV.

Aspergillus niger mit Pepton, Asparagin und weinsaurem Ammon als N-Quelle.
Vol. = 100 ccm; Temp. = 25—26° C.; Kulturdauer sechs Tage.

Art der Kulturgefäße	Erlenm. Kolben				Kristallisierschalen	
N-Quelle	1,75% Pepton		1,23% Asparagin		1,72% weinsaures Ammon	
Traubenzuckergehalt %	20	5	20	5	20	20
Zusatz v. 5 proz. Eisenchloridlös. Tropfen	2	2	2	2	2	kein
1. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	1,610	1,420	1,235	0,760	4,260	3,555
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	88,0	82,0	86,5	87,0	63,0	67,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	11,00	—0,50	13,50	2,00	4,50	4,50
Zuckergehalt . . . . g	9,20	0,00	11,09	1,65	2,69	2,86
Zuckerverbrauch . . . . g	10,80	5,00	8,91	3,35	17,31	17,14
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	14,9	28,4	13,9	22,7	24,6	20,7
2. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	2,030	1,120	2,740	1,965	4,292	6,730
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	87,0	83,0	79,0	71,0	63,0	38,5
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	14,00	0,00	12,50	0,00	9,50	3,40
Zuckergehalt . . . . g	11,57	0,00	9,38	0,00	5,68	1,24
Zuckerverbrauch . . . . g	8,43	5,00	10,62	5,00	14,32	18,76
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	24,1	22,4	25,8	39,3	30,0	35,9
3. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	3,055	2,234	3,950	1,300	5,795	6,125
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . g	81,0	76,5	80,5	67,0	38,5	39,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 2) . . . . °	11,60	—0,15	9,75	0,00	0,00	0,00
Zuckergehalt . . . . g	8,93	0,00	7,46	0,00	0,00	0,00
Zuckerverbrauch . . . . g	11,07	5,00	12,54	5,00	20,00	20,00
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	27,6	44,7	31,5	26,0	29,0	36,25
4. Kultur (6 Tage). Erntegewichte g	2,960	2,121	3,750	1,462	4,220	5,500
Volum der Kulturflüssigkeit nach der Kultur . . . . ccm	81,0	73,5	77,5	67,0	52,0	43,5
Zuckergehalt (siehe analyt. Angaben) g	9,88	0,00	7,88	0,00	0,00	0,00
Zuckerverbrauch . . . . g	10,12	5,00	12,12	5,00	20,00	20,00
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . . . g	29,2	42,4	30,9	29,2	21,1	27,5

(Fortsetzung von Vers. XXV.)

Art der Kulturgefäße	Erlenm. Kolben				Kristallisierschalen	
N-Quelle	1,75 % Pepton		1,23 % Asparagin		1,72 % weinsaures Ammon	
Traubenzuckergehalt %	20	5	20	5	20	20
Zusatz v. 5 proz. Eisenchloridlös. Tropf.	2	2	2	2	2	kein
Gesamterntegewicht aller 4 Kulturen g	9,655	6,895	11,675	5,487	18,567	21,910
Gesamtzuckerverbrauch all. 4 Kultur. g	40,42	20,00	44,19	18,35	71,63	75,90
Mittl. Erntegewichte aus all. 4 Kultur. g	2,414	1,724	2,919	1,372	4,642	5,4475
Mittl. Zuckerverbrauch a. all. 4 Kultur. g	10,105	5,00	11,05	4,59	17,91	18,975
Mittlere Trockensubstanzausbildung aus 100 g verbrauchten Zuckers . . g	23,9	34,5	26,4	29,9	25,9	28,9

Analyse der Kulturflüssigkeiten nach dem Versuchschluß Vers. XXV.

Das letzte Volum gebracht auf . ccm	100	100	100	100	100	100
Beobachtete Drehung (l = 1) . . °	5,20?	?	4,15	0,20	0,00	−0,25
Zuckergehalt in 100 ccm . . . . g	9,880	?	7,885	0,380	0,00	0,00
Für Zuckerbestimmung nach Soxhlet genommen . . . . ccm	10	10	10	10	10	10
Verdünnt bis . . . . ccm	100	20	100	10	10	10
Für 10 ccm Fehlingscher Lösung (= 0,0475 g Glykose) verbraucht ccm	4,30	—	7,40	—	—	—
Zuckergehalt in 100 ccm . . . . g	11,046	0,000	6,419	0,000	0,000	0,000
Differenz zwischen Polarisierung und Titrierung . . . . g	+1,166	?	−1,466	−0,380	0,000	0,000
Reaktion d. Kulturflüssigk. auf Lackmus	sauer	neutr.	sauer	neutr.	schwach alkalisch	sauer
In 25 ccm der Kulturflüssigkeit $CaC_2O_4 \cdot H_2O$ gefunden . . . . . . g	0,000	0,102	0,000	0,158	0,032	Spuren

Vers. XXVI.

Aspergillus niger mit weinsaurem Ammon als N-Quelle; mit und ohne Beibehalten der Zuckerkonzentration. Bedeutung der Kulturdauer. Vol. = 100 ccm; Temp. = 25—26° C.

No. der Kultur	1	2	3	4	5
Traubenzuckergehalt %	20	20	20	20	20
1. Kultur. Erntegewichte . . . . g	2,350	3,165	1,732	1,823	1,843
Kulturdauer . . . . Tage	50	22	6	6	6
Volum d. Kulturflüssigkeit nach d. Kultur ccm	60,0	63,0	85,5	83,5	83,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung . . °	0,00	0,00	11,00	9,00	9,00
Zuckergehalt . . . . g	0,00	0,00	8,93	7,14	7,10
Zuckerverbrauch . . . . g	20,00	20,00	11,07	12,86	12,90
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubst. gebildet . . . . g	11,75	15,8	15,6	14,2	14,3
Zusatz nach der Kultur; von Zucker . . . g	beendet	beendet	11,07[1]	kein[2]	kein[2]

[1]) Auch Zusatz von weinsaur. Ammon und Salzen.

[2]) Auch kein Zusatz von weinsaur. Ammon und Salzen.

(Fortsetzung von Vers. XXVI.)

Nr. der Kultur	1	2	3	4	5
Traubenzuckergehalt %	20	20	20	20	20
2. Kultur. Erntegewichte . . . . g			5,255	3,180	3,075
Volum d. Kulturflüssigkeit nach der Kultur ccm			69,5	69,0	71,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung . . °			0,00	0,00	0,00
Zuckergehalt . . . . g			0,00	0,00	0,00
Zuckerverbrauch . . . . g			20,00	7,14	7,10
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . g		Fortsetz. zu der Kultur Nr. 3: 4. Kultur	26,3	44,5	43,3
Zusatz von Zucker nach der Kultur . . . g			20,00[1])	kein[2])	kein[2])
3. Kultur. Erntegewichte (6 Tage) . . . g			3,465	0,110	0,197
Volum d. Kulturflüssigkeit nach d. Kultur ccm		75,0	80,5	95,0	96,0
Nach der Kultur beobachtete Drehung (l = 1) °		7,00	3,10	0,00	0,00
Zuckergehalt . . . . g		4,99	4,74	0,00	0,00
Zuckerverbrauch . . . . g		15,01	15,26	?	?
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz gebildet . . . . g		25,4	22,71	?	?
Zusatz von Zucker nach der Kultur . . . g			15,26[1])	kein[2])	kein[2])
4. Kultur. Erntegewichte (5 Tage) . . . g			3,815[3])	0,000	0,000
Gesamte Erntegewichte aller Kulturen . . g	2,350	3,165	14,267	5,113	5,115
Gesamter Zuckerverbrauch von allen Kulturen g	20,00	20,00	61,34	20,00	20,00
Mittlere Trockensubstanzausbildung aus 100 g verbraucht. Zuckers . . . . g	11,75	15,8	23,3	25,6	25,6

Vers. XXVII.

Aspergillus niger. Weinsaures Ammon als N-Quelle. Einfluß kleiner Peptonzugaben. N-Bestimmungen in der Kulturflüssigkeit. Vol. = 100 ccm; Temp. = 25—26° C.; Kulturdauer 6 Tage.

Nr. der Kultur	1	2	3	4	5	6
Traubenzuckergehalt %	20	20	20	20	20	20
Zusatz von Witts Pepton g	0,000	0,040	0,080	0,160	kein	kein
Erntegewichte (nach 6 Tagen) . . g	1,602	1,557	1,605	1,666	1,589	1,500
Vol. d. Kulturflüssigk. nach d. Kult. ccm	85,0	85,0	84,0	84,5	83,5	84,5
Nach d. Kult. beobacht. Drehung (l=2) °	—	—	—	—	10,1	9,5
Zuckergehalt . . . . g	—	—	—	—	8,16	7,72
Zuckerverbrauch . . . . g	—	—	—	—	11,84	12,28
Aus 100 g verbraucht. Zuckers Trockensubstanz ausgebildet . . . . . g	—	—	—	—	13,4	12,2
Im Gesamtvolum der Kulturflüss. gefund. Gesamt-N . . . . . mg	—	—	—	—	150,1	152,0
Im Ges.-Vol. d. Kulturflüss. gefd. NH_3N mg	—	—	—	—	139,6	142,0
Im Ges.-Vol. d. Kulturflüss. gefd. Differ. mg	—	—	—	—	10,5	10,0

1) Auch Zusatz von weinsaur. Ammon und Salzen.
2) Auch kein Zusatz von weinsaur. Ammon und Salzen.
3) Fortsetzung in der Kolumne von Kultur Nr. 2.

Analytische Angaben zu den N-Bestimmungen.

		Volum der analysiert. Flüssigkeit ccm	$\frac{N}{10}$ H_2SO_4 genommen ccm	$\frac{N}{10}$ NaOH verbraucht ccm	N gefunden mg
Gesamt-N (nach Kjeldahl): . .	Kolben No. 5	25	77,0	44,9	44,94
	Kolben No. 6	25	77,0	44,5	45,50
NH_3-N (Destillation mit Magnesia):	Kolben No. 5	25	76,0	46,15	41,79
	Kolben No. 6	25	79,0	48,6	42,56

Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze.

Von

August Piccard (Basel)[1].

Mit 4 Textfiguren.

Darwin glaubte, wie bekannt, den Sitz der Schwerkraftempfindung in die äußerste Wurzelspitze verlegen zu müssen, auf Grund der merkwürdigen Beobachtung, daß eine Wurzel ihre geotropische Krümmungsfähigkeit (in der Wachstumszone) verliert, wenn man ihr die feinste Spitze abschneidet. Mit der Wurzelspitze glaubte er zugleich das empfindende Organ entfernt zu haben, von welchem aus der Reiz in die höher liegende, biegungsfähige Wachstumszone fortgepflanzt werde, analog der Reizleitung durch Nerven bei den Tieren. Ein späterer Forscher glaubte sogar, nervenartige Stränge mikroskopisch erkannt zu haben.

Dennoch ist die Annahme Darwins nicht allgemein durchgedrungen. Der Grund der Lähmung kann ja in den veränderten Druckverhältnissen liegen, welche durch die entstehende Schwellung des Stumpfes hervorgerufen werden. Ich verfolge diese letztere Frage nicht, weil es mir gelungen ist, auf drei anderen Wegen, ohne die Wurzel irgendwie zu verletzen, der Lösung näher zu kommen.

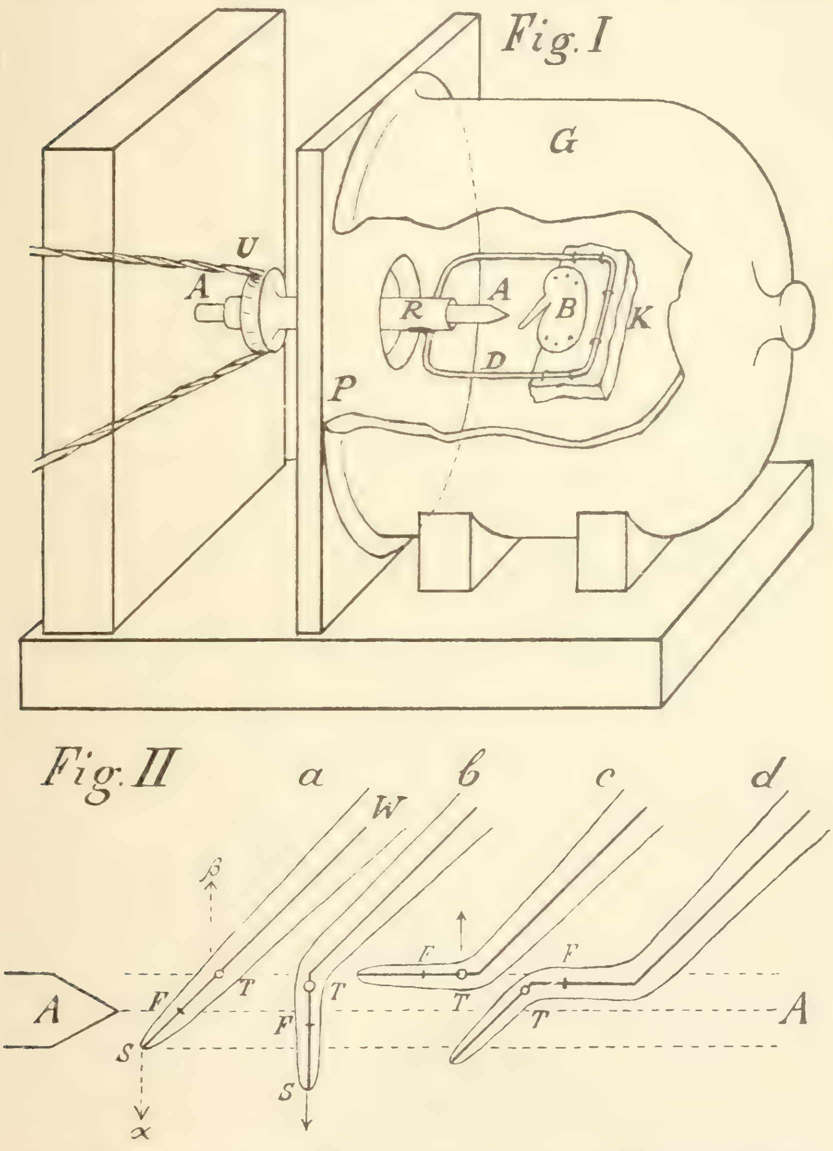
Die bezüglichen Versuche habe ich im botanischen Institut der Universität Basel ausgeführt, mit freundlicher Erlaubnis des Herrn Prof. Alfred Fischer, welchem ich hiermit meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

I.

Wäre es möglich, auf die horizontal gelegte Wurzel die Schwerkraft gleichzeitig, aber in entgegengesetzter Richtung, auf die Spitze und auf die biegungsfähige Zone einwirken zu lassen, so würde

[1] Die Redaktion der Jahrbücher glaubte diese Arbeit mit Rücksicht auf die Methodik aufnehmen zu sollen.

man aus der Krümmungsrichtung sofort erkennen, ob das Empfindungsorgan sich da oder dort befindet. Leider gibt sich die Schwerkraft nicht dazu her. Die Zentrifugalkraft, die bekanntlich



in der Biologie die Schwerkraft ersetzen kann, scheint beim ersten Blick die gleiche Unmöglichkeit zu bieten. Durch eine besondere Versuchsanordnung ist es mir jedoch gelungen, das Ziel zu erreichen.

Die Fig. I zeigt eine mit ihrer jungen Wurzel von 10—15 mm Länge versehene Saubohne *B*, welche auf dem Korke *K* festgesteckt ist, und mit diesem, mit dem Drahtrahmen *D*, mit der Röhre *R* und Übersetzung *U*, durch einen Motor um die feste horizontale Achse *AA* gedreht wird. Die Wurzel wird schräg zur Achse so gestellt, daß die Zentrifugalkraft auf die Spitze *FS* (Fig. II, *a*) in entgegengesetzter Richtung wirkt als auf die übrige Wurzel *FW*; der Wurzelpunkt *F* liegt an der Grenze zwischen den beiden Kraftsystemen α und β, in der Mitte zwischen *S* und *T*, wobei *T* die Gegend des Hauptwachstums vorstellt.

(Zum richtigen Verständnis der folgenden Figuren darf nicht vergessen werden, daß die Wurzel mehr oder weniger auf der ganzen Länge des unteren Wurzelteils wächst, weitaus am stärksten aber in einer Zone *T*, die einige Millimeter oberhalb der Spitze liegt. Die Strecke *ST* bleibt im Verlaufe der folgenden Versuche annähernd konstant, während die Zellen *F*, welche ursprünglich in der Verlängerung der Zentrifugalachse lagen, infolge des nachträglichen Wachstums scheinbar immer höher rücken, sogar über *T* hinauf. Während aber *T* hinunter, und *F* scheinbar hinaufrückt, wird infolge des Wachstums der Abstand des einmal gebildeten Knies von *F* nur wenig größer.)

Schräg, und nicht normal zur Achse, wird die Wurzel gestellt, damit wir eine seitlich wirkende Komponente der Zentrifugalkraft erhalten, welche allein imstande ist, ein Knie zu erzeugen.

Vor Licht und Vertrocknung ist der Keimling geschützt durch eine Glocke *G* und eine Platte *P*, welche beide inwendig mit nassem Papier ausgeschlagen sind.

Während der Drehung muß sehr sorgfältig auf bleibende Zentrierung des Wurzelpunktes *F* geachtet werden. Hierzu ist es gut, von Anfang an sich so einzurichten, daß der Schwerpunkt der Bohne ebenfalls in die Verlängerung der Achse zu liegen kommt. Vor Erschütterungen muß der Keimling soviel als möglich durch gute Anlage und reichliche Ölung des Lagers, sowie durch Vermeidung allzugroßer Geschwindigkeiten geschützt werden. Ich habe eine solche von 20—40 Drehungen in der Sekunde angewendet, was bei einem Radius von 1 mm einer Zentrifugalbeschleunigung entspricht, die $1\frac{1}{2}$—6 mal größer ist als die Beschleunigung g (= 10 m) der Schwerkraft. Bei der Neigung von 45° der Wurzel zur Drehungsachse beträgt die wirksame Komponente normal zur Wurzelachse nur noch ca. 1—4 mal g.

Nach ungefähr einstündiger Rotierung, also ehe die Wurzel eine sichtbare Krümmung ausführen konnte, wird der Keimling auf dem Klinostat befestigt (nur etwa 10 Drehungen in der Stunde), woselbst die Schwerkraft nicht mehr zur Geltung kommt, da ihre Richtung beständig wechselt. Auch da ist der Keimling durch einen Kasten vor Trockenheit und Licht geschützt. Die Beobachtung geschieht durch ein Glasfenster, das sonst verdunkelt bleibt. Nach einigen (2—10) Stunden ist die Reaktion in Form eines Knies eingetreten.

Genauere Angaben über Zeit- und Wachstumsmessungen hätten hier nur einen Scheinwert, da Temperatur, Feuchtigkeit, Geschwindigkeit der Zentrifugalmaschine, Dauer der Präsentationszeit und individuelle Veranlagung eine zu große Rolle spielen. In den beiliegenden Zeichnungen (Fig. II) sind die verschiedenen Stadien schematisch auf der Wurzelachse dargestellt, während die Umrisse den Beobachtungen in 5maliger Vergrößerung entsprechen.

Wären, wie Darwin annimmt, die empfindenden Zellen nur in der Spitze, so müßte die geschleuderte Wurzel beim nachfolgenden Wachsen im Klinostat die Form der Fig. II, *b* annehmen, weil nur die Kraft α wahrgenommen würde. Läge dagegen die Perzeptionsstelle nur in der Wachstumszone, also in der Gegend von T, so würde daselbst die Kraft β wahrgenommen, und die Wurzel müßte die Form der Fig. II, *c* annehmen.

Aus meinen Versuchen geht nun hervor, daß zunächst nur die Biegung Fig. II, *c*, also im Sinne der zweiten Hypothese, erfolgt; läßt man aber die Wurzel noch länger im Klinostat wachsen, so kommt die Wirkung der Kraft α auf die weniger empfindliche Spitze auch noch zur Geltung, sodaß schließlich eine Sförmige Doppelkrümmung nach Fig. II, *d* entsteht.

Ging von Anfang an auf der Schleudermaschine die Drehungsachse nicht unterhalb, sondern mitten durch die Wachstumszone, sodaß F und T ursprünglich zusammenfallen, so treten auf dem Klinostat beide Wirkungen gleichzeitig ein und es entsteht unmittelbar die Sförmige Doppelkrümmung.

Ging die Drehungsachse oberhalb der Zone, so bildet sich das einfache Knie nach unten.

Hieraus ergibt sich, daß empfindende Zellen sowohl an der Spitze als auf der ganzen Länge der Wachstumszone verteilt sind. Ein besonderes „Sinnesorgan" in der äußersten Wurzelspitze existiert

nicht und ebenso wenig eine „Fortpflanzung" des Reizes in der Längsrichtung.

Über die Größe der Sensibilität in den einzelnen Regionen können unsere Versuche keine Auskunft geben, weil die Größe der Reaktion, die wir allein wahrnehmen, auch eine Funktion der Größe des Wachstums ist, welche letztere in den verschiedenen Regionen eine andere ist.

Zur Erlangung reiner Resultate ist es durchaus notwendig, alle störenden Nebenwirkungen sorgfältig zu vermeiden, wie: Erschütterungen, einseitige Feuchtigkeit und Beleuchtung, ungenaue Zentrierung in der Schleudermaschine, Verletzungen, ja sogar jede Berührung der Wurzel (sie muß frei in einem Loche in feuchtem Sägemehl gewachsen sein). Weil dieses alles nicht durchweg gelang, fielen von den 24 Versuchen, die ich ausgeführt habe, 9 außer Betracht (3 Wurzeln haben nur undeutlich reagiert, 2 garnicht, 3 sind während des Versuches abgestorben, 1 war von Anfang an schlecht zentriert). Unter den 15 gültigen Wurzeln hat eine einzige scheinbar die Darwinsche Krümmung gezeigt, und 14 haben vollkommen klar und deutlich in der oben angegebenen Weise reagiert, indem 2 die einfache Krümmung der Fig. II, *c* ausführten, und 12 darüber hinausgingen, bis zur ausgesprochenen Sförmigen Doppelkrümmung der Fig. II, *d*.

Damit ist die Frage entschieden. Zum gleichen Resultat haben zwei weitere Methoden geführt.

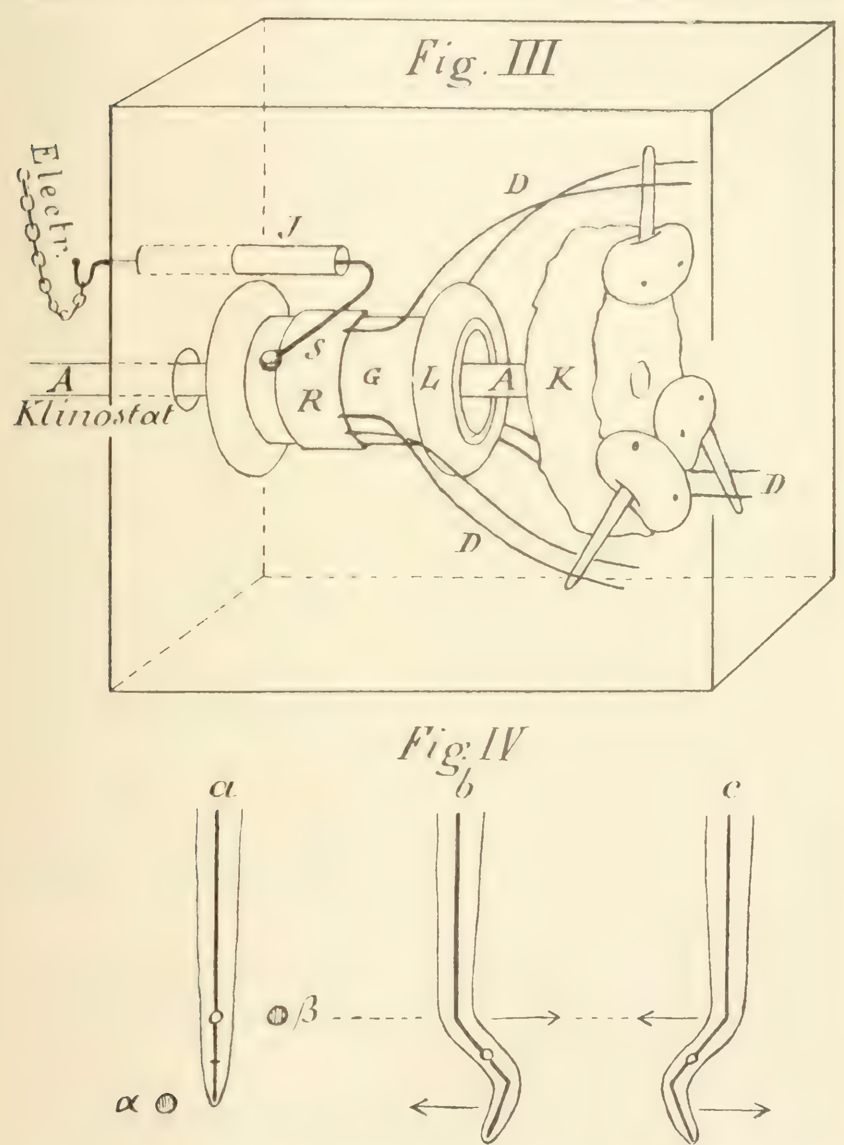
II.

In der zweiten Versuchsreihe habe ich die Schwerkraft durch die Anziehungskraft eines statisch elektrischen Konduktors ersetzt.

Nachdem verschiedene Vorversuche diese Möglichkeit bewiesen, habe ich die Lage des Empfindungsorgans auf folgende Weise zu bestimmen gesucht. Auf dem Klinostaten werden neben einer mit der Erde in Verbindung stehenden Wurzel zwei elektrische Konduktoren aufgestellt, und zwar der eine α neben der Spitze, der andere β von der andern Seite aus, neben der Wachstumszone, wie es Fig. IV, *a* zeigt. Der Abstand zwischen Wurzel und Konduktor beträgt 3 mm. Die Wurzel muß sich konkav krümmen nach derjenigen Seite, auf welcher der Konduktor war, welcher der Empfindungsstelle am nächsten stand.

Der zu diesem Versuch nötige, ziemlich komplizierte Apparat Fig. III sei im folgenden beschrieben: Die horizontale, langsam

drehende Achse AA des Klinostaten reicht durch ein Loch in einen mit nassem Löschpapier ausgeschlagenen Kasten. An der Spitze trägt sie den Kork K, auf welchem die Bohnen so aufgesteckt werden,



daß die Wurzeln radiär hervorragen. Hinter dem Kork befindet sich ein an der Achse befestigter, aber durch das Glasrohr G und den Siegellackwulst L gut isolierter Metallring R, welcher durch einen

Schleifkontakt *S* beständig elektrisch geladen wird. Die Zuleitung zum Schleifer muß beim Eintritt in den feuchten Kasten durch das gefirniste Glasrohr *J* isoliert werden. An den Metallring sind 6 dicke Bleidrähte *D* angelötet, deren Enden die Konduktoren darstellen. Diese kann man leicht durch Biegen der Drähte in die gewünschte Lage versetzen. Die Wurzeln sind durch den feuchten Kork und die Achse mit der Erde in leitender Verbindung, während die Konduktoren durch Drähte, Ring, Schleifkontakt, Zuleitung, Elektrisiermaschine (System Wimshurst) und Motor beständig so stark elektrisch erhalten werden, daß gerade noch keine Funken den 3 mm weiten Abstand zwischen Konduktor und Wurzel überspringen. Der Kasten selbst ist nicht isolirt.

Die elektrische Beeinflussung dauert 1—2 Stunden, worauf die Elektrisiermaschine abgestellt, der Klinostat aber weiter gedreht wird. Die Beobachtung geschieht von der vorderen Seite des Kastens durch ein Glasfenster, das sonst verdunkelt bleibt. Nach 2—10 Stunden ist die Reaktion eingetreten.

Die Versuchsreihe hat im großen ganzen das gleiche Resultat ergeben wie die erste, doch in weniger prägnanter Weise. Hier sind nämlich verschiedene störende Faktoren im Spiel:

1. Die elektrische Anziehungskraft wirkt bekanntlich nur auf die Oberfläche der leitenden Körper und ist im Gegensatz zur Schwerkraft und Zentrifugalkraft von der Masse der Körper unabhängig; sie wirkt also nur auf die äußeren Zellen, nicht auf die inneren. Da deswegen der Versuch längere Zeit in Anspruch nimmt, sind alle Unglückschancen wie Vertrocknung usw. entsprechend vermehrt.

2. Durch Funkenbildung, welche trotz aller Vorsichtsmaßregeln doch manchmal eintritt, werden die getroffenen Wurzeln getötet, was man an ihrem glasigen Aussehen erkennt.

3. Wenn angezogene Staubteilchen sich auf Konduktor oder Wurzel setzen, tritt Glimmentladung ein, welche eine lokale Ozonbildung zur Folge hat. Durch Ozon aber werden die Wurzeln an der betreffenden Stelle verbrannt, was man an ihrer Schrumpfung und Schwärzung erkennt.

4. Es ist nicht zu vergessen, daß die bloße Nähe eines festen Körpers eine Krümmung der Wurzel gegen denselben verursachen kann, die wahrscheinlich durch Verdunstungsdifferenz auf beiden Seiten bedingt ist. Diesen Faktor habe ich zu reduzieren gesucht durch möglichste Sättigung der Atmosphäre mit Wasser.

5. Da beide Konduktoren nicht ganz gleich weit von der Wurzel aufgestellt werden können, so ist meist die Wirkung des einen oder des anderen vorherrschend, sodaß statt der vollständigen Sförmigen Doppelkrümmung oft nur die eine eintritt.

Dies alles und anderes erklärt, warum bei meinen 32 Versuchen nach dieser Methode 12 Wurzeln nicht oder undeutlich reagiert haben, und daß von den anderen 20 etwa nur 6 beide Krümmungen nach Fig. IV, *b* ausgeführt haben. Dennoch erscheint mir das Resultat zweifellos. Mehrere der genannten schädlichen Ursachen fallen übrigens bei der folgenden Serie außer Betracht.

III.

Da die elektrische Anziehungskraft, also die Kraft zwischen zwei ungleichnamig elektrischen Körpern, imstande ist, die Schwerkraft zu ersetzen, so liegt die Vermutung nahe, daß auch die elektrische Abstoßungskraft, also die Kraft zwischen zwei gleich elektrischen Körpern, das entsprechende — natürlich umgekehrte — Resultat liefern werde. Der Versuch hat diese Vermutung bestätigt: eine statisch elektrische Wurzel wendet sich von einem gleichnamig elektrischen Drahtende ab. Es läßt sich somit die elektrische Abstoßungskraft zur Bestimmung des Sitzes der Empfindung verwenden.

Diese Methode hat gegenüber der vorigen große Vorteile: da Wurzel und Konduktor gleichnamig geladen sind, so kann die elektrische Spannung viel höher gewählt werden, ohne daß Funken- und Ozonbildung eintritt. Die Reaktion erfolgt daher schneller und sicherer. Endlich fällt der Einwurf 4 der vorigen Methode hier weg, da die Wurzel nicht angezogen, sondern abgestoßen wird.

Zu diesen Versuchen hat der gleiche Apparat gedient wie vorhin, nur mit der Änderung, daß diesmal Bohnen und Bleidrähte mit der Achse verbunden sind, und daß Achse und Uhrwerk isoliert und elektrisch geladen werden.

Nach ein bis zwei Stunden wird die Elektrisiermaschine abgestellt, die Bleidrähte werden von den Wurzeln entfernt, damit ihre Gegenwart nicht durch Verdunstungsunterschiede störend einwirkt, und der Klinostat weiter gedreht, bis die Reaktion nach einigen Stunden eingetreten ist. Diesmal muß sich die Wurzel so krümmen, daß ihre konvexe Seite gegen denjenigen Konduktor gewendet ist, welcher der empfindungsfähigen Stelle am nächsten liegt.

Das Resultat dieser dritten Versuchsreihe ist die S-förmige Krümmung nach Fig. IV c, welche das Spiegelbild der vorigen ist. So gelangen wir zum gleichen Schlußergebnis wie nach den beiden ersten Methoden.

Nebenbei sei noch folgendes erwähnt: Da die elektrischen Kräfte nur an der Oberfläche des Körpers wirken, muß man annehmen, daß die Oberfläche der Wurzel mit empfindlichen Zellen versehen ist. Daß von diesen aus eine Reizleitung in radiärer Richtung nach innen erfolgt, ist wohl möglich.

Schlußfolgerungen:

1. Die Organe, welche die Schwerkraft (aber auch die Zentrifugalkraft, die elektrische Anziehungskraft und die elektrische Abstoßungskraft) empfinden, sind weder in der Spitze allein, wie Darwin angenommen, noch in der Zone des Hauptwachstums allein konzentriert, sondern sie sind auf der ganzen Länge des unteren Wurzelteils verteilt. Jede Partie kann für sich perzeptiv und reaktiv funktionieren.

2. Die empfindungsfähigen Zellen befinden sich, wenigstens teilweise, an der Oberfläche.

3. Eine Fortpflanzung des Reizes in der Längsrichtung findet nicht statt.

Basel, Oktober 1903.

Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze.

Von

S. Simon.

Mit Tafel I und einer Textfigur.

Während bei tierischen Organismen eine echte Regeneration[1]) verlorener Teile häufig vorkommt, finden wir bei Pflanzen dieselbe verhältnismäßig selten. In der kleinen Reihe der bei letzteren bisher beschriebenen Fälle[2]) ist der bekannteste der bereits von Ciesielski[3]) gelegentlich seiner Untersuchungen über den Geotropismus der Wurzeln entdeckte Ersatz der dekapitierten Wurzelspitze.

Dieser wurde von Prantl[4]) genauer untersucht, und so die anatomischen Verhältnisse dieses Prozesses in den Hauptpunkten klar gelegt. Ebenso verfolgte dieser Autor die Regenerationsvorgänge an gespaltenen Wurzeln und konnte hier konstatieren, daß in der Nähe des Vegetationspunktes ein völliger Ersatz stattfand, während derselbe in größerer Entfernung immer unvollkommener wurde und zuletzt überhaupt nicht mehr eintrat. Die hierbei obwaltenden anatomischen Verhältnisse wurden von ihm nur oberflächlich gestreift.

Späterhin unterzog noch einmal Lopriore[5]) diese Regenerations-

1) Ich möchte gleich hier, um jedem Mißverständnis vorzubeugen, bemerken, daß ich in Anlehnung an Pfeffer (Pflanzenphysiologie, Leipzig, 1901, Bd. II, p. 204) als Regeneration nur jene Ersatzreaktionen bezeichne, die eine Wiederherstellung des Hinweggenommenen von der Wundfläche aus bewirken, im Gegensatz zu Göbel (Organographie, Jena 1898, p. 36), welcher diese Bezeichnung für alle Ersatzreaktionen anwendet. Auch Küster gebraucht in seinem jüngst erschienenen Werk (Patholog. Pflanzenanatomie, Jena 1903, p. 8 usw.) diese Bezeichnung ganz generell, während er den direkten Ersatz als Restitution' bezeichnet.

2) cit. bei Pfeffer, l. c., p. 207—208.

3) T. Ciesielski, Unters. über d. Abwärtskrümmung d. Wurzel. Cohns Beitr. z. Biologie 1872, Bd. I, 2, p. 21.

4) K. Prantl, Untersuch. üb. die Regeneration d. Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg, 1874, Bd. I, p. 546 u. f.

5) G. Lopriore, Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova Acta d. Leopoldin. Academ. 1896, Bd. 66, p. 211.

vorgänge an gespaltenen Wurzeln einer eingehenden Untersuchung, die wohl den Zweck hatte, die besprochenen Prantlschen Resultate zu ergänzen. Da es jedoch dem letzterwähnten Autor in der Hauptsache darauf ankam, die durch die Verwundung bedingten Veränderungen in der Anordnung der Gewebe des Wurzelkörpers zu studieren, so blieben gerade die Anfangsstadien dieses Prozesses weiter ziemlich unklar.

Obwohl also in diesen Arbeiten die Regeneration der Wurzel in den Hauptzügen erforscht wurde, erschien doch eine nochmalige Untersuchung geboten, um einerseits die angedeuteten Lücken der anatomischen Studien zu ergänzen. Anderseits war es aber auch von Interesse, die physiologischen Bedingungen der Regeneration in Betracht zu ziehen. Und zwar handelte es sich hier um die Feststellung des Einflusses, sowohl einer Reihe äußerer Faktoren auf den Regenerationsverlauf, wie auch desjenigen der Korrelationen, die durch die reproduktive Ersatztätigkeit der Pflanze ausgelöst werden.

I. Anatomischer Teil.

Das beste Versuchsobjekt zum Studium der Regeneration bilden jene Wurzeltypen, bei denen sich die einzelnen Gewebe schon in sehr jugendlichem Zustand möglichst scharf von einander abheben. Bei ihnen ist es möglich, die während des Verlaufes der Regulation sich in den einzelnen Geweben abspielenden Vorgänge genau zu verfolgen. Ein derartig übersichtliches Bild bieten die Wurzeln der Monokotylen, unter ihnen besonders *Zea Mays*. Nicht ebenso brauchbar sind die Dikotylen. Hier eignen sich für die Untersuchung besonders *Helianthus annuus*, dagegen erst in zweiter Linie die Leguminosen *Vicia*, *Pisum* usw., sowie die Cucurbitaceen. Bemerkt sei noch, daß schon Prantl wie Lopriore zu ihren Versuchen die gleichen Pflanzen verwandten.

Bevor ich auf die Tatsachen selbst eingehe, möge kurz die angewandte Untersuchungsmethode dargelegt werden. Die Versuchsobjekte, eben die Keimpflanzen der oben angegebenen Arten, wurden bei konstanter Temperatur (meist $+23^{0}$ C.) in feuchten Sägespänen, Wasser oder feuchter Luft kultiviert. Später wurden auch die gut wachsenden Luftwurzeln von Araceen in den Kulturhäusern des Leipziger Botanischen Gartens zum Vergleich herangezogen.

Die einzelnen Stadien der Regeneration unterzog ich zur näheren Orientierung zuerst an Freihandschnitten, welche die Hauptphasen recht gut erkennen lassen, einer Durchsicht. Später aber griff ich zur Mikrotomtechnik, da mir bald klar wurde, daß eine Kenntnisnahme der genauen anatomischen Verhältnisse, wie sie ja eine klare Einsicht in den Verlauf dieser Regulation verlangt, nur auf diese Weise erreicht werden konnte. Die Vorbereitung der Objekte für dieselbe ist genügend bekannt, sodaß ich sie nicht näher anzugeben brauche. Erwähnt sei, daß die Fixierung in **Flemmingschem** Gemisch geschah. Außerdem möchte ich besonders hervorheben, daß man hier, wo es in erster Linie auf die gute Erhaltung der Lage der dünnen Zellwände ankommt, die Entwässerung der fixierten Präparate sehr allmählich und vorsichtig bewirken muß.

Zuerst untersuchte ich diese meist $7\frac{1}{2}\,\mu$ starken Mikrotomschnitte nach vorsichtigem Auswaschen in verdünntem Glyzerin, da ich annahm, daß die geringe durch Osmiumsäure hervorgerufene Schwärzung bereits zum Erkennen der Strukturen genügen würde. Da die Schnitte aber in wenigen Tagen hierin zu durchsichtig wurden, so nahm ich später stets eine starke Überfärbung mit Kongorot vor, das durch allmählichen Zusatz von Glyzerin wieder soweit ausgezogen wurde, daß nur die Zellwände schwach gefärbt blieben. So wurde ein vorzügliches Bild erhalten, in welchem jegliche Verzerrung der Wände vermieden war. Endlich wurden noch einige Präparate nach dem Flemmingschen Dreifarbenverfahren behandelt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Selbst diese erwiesen sich bei fortwährender vorsichtiger Behandlung als brauchbar.

Soviel über das bei der mikroskopischen Untersuchung technisch Bemerkenswerte. Im folgenden will ich zuerst die Regeneration des Vegetationspunktes dekapitierter Wurzeln besprechen.

A. Spitzenregeneration.

1. Direkte Regeneration.

Trägt man bei einer Keimwurzel von *Zea Mays* die Spitze ungefähr bis zu der Stelle ab, wo sich auf dem Querschnitt die beiden Hauptgewebepartien des Wurzelkörpers bei der Betrachtung mit bloßem Auge gerade scharf von einander abzuheben beginnen — diese Stelle liegt ungefähr $^{3}/_{4}$ mm von der Spitze der Haube entfernt —, so streckt sich die Wurzel am ersten Tage, wie schon

Sachs[1]) zeigte, mit fast normaler Schnelligkeit weiter. Starke Nutationen, wie Sachs dieselben angibt, konnte ich in Übereinstimmung mit Prantl[2]) bei vertikal gestellten Wurzeln nicht beobachten. Es treten diese Nutationen nur bei stärkerer Dekapitation auf, wo keine direkte Regeneration mehr eintritt (vergl. p. 113).

Nach Ablauf dieses ersten Tages ist kaum eine nennenswerte Veränderung im stehengebliebenen Stumpfe bemerkbar. Der Zentralzylinder hat sich etwas gegen die Rinde vorgeschoben, sodaß die Schnittfläche abgerundet erscheint. Gelegentlich bemerkt man eine geringe Schiefziehung der Querwände der inneren Rindenzellreihen. Von einer Hypertrophie der an den Wundrand grenzenden intakten Zellen ist noch nichts zu sehen.

Weiterhin aber im Laufe des zweiten Tages ändert sich das Bild wesentlich, obwohl auch jetzt noch die Streckung der Wurzel weiter andauert, wenn auch nur halb so stark, wie am ersten Tage. Äußerlich wird die Veränderung schon dadurch sichtbar, daß sich die Wundfläche in der Mitte weiter hervorwölbt. Bedingt ist diese Hervorwölbung durch eine stärkere Streckung des Zentralzylinders gegenüber der Rinde. Infolge dieser ungleichen Streckung werden die Querwände der Rindenzellreihen — besonders in nächster Nähe der Wundfläche — größtenteils schräg gezogen und zwar derart, daß, da hier immer die innere Wand eines Zellzuges mehr vorgeschoben ist, auch die Querwände nach der Mitte der Wundfläche geneigt sind (Fig. 1*b*, Taf. I).

In derartig gezerrten Zellen — und zwar in nächster Nähe der Wundfläche — treten nun Längswände senkrecht zur unteren Zellwand auf, die durch die eben beschriebene Schiefstellung dieser Querwände meist zur Mittelachse der Wurzel geneigt erscheinen. Die hierdurch entstandenen Zellen bilden hauptsächlich die neue Epidermis; doch geht dieser Vorgang bei weitem nicht so regelmäßig vor sich, wie dies in der Prantlschen[3]) Darstellung erscheint. Es weisen vielmehr auch die umliegenden Zellen häufig Längsteilungen auf; und es sind dann jene Zellen, die bestimmt sind, die neue Epidermis zu bilden, lediglich an ihren sich bald verdickenden Außenwänden kenntlich (Fig. 1*b* bei E, Taf. I.).

---

1) Sachs, Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeit. d. Botan. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 434. Vergl. auch F. Czapek, Unters. über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. XXVII, p. 246. Wiesner, Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien 1884, Bd. 89, p. 223, und Molisch, Ber. Botan. Ges. 1883, Bd. I, p. 362 usw.

2) l. c., p. 548.

3) l. c., p. 551.

Alle außerhalb dieser neuen Epidermis liegenden Zellen, sowie diejenigen des Zentralzylinders, welche der Wundfläche benachbart sind, strecken sich jetzt stärker in die Länge und erhalten so ein hypertrophisches Aussehen. Sie bilden eine Hülle, die ich provisorische Wurzelhaube nennen will. In dieser beginnt oft schon nach Ablauf des zweiten Tages die für die Wurzelhauben typische Stärkeablagerung. Die derartig hypertrophischen Zellen teilen sich gelegentlich noch, besonders die sich durch ihre Größe stark abhebenden Gefäßzellen-Initialen. In letzteren nehmen diese Teilungen oft einen völlig regellosen Charakter an[1]).

Soweit nun stimmen meine Beobachtungen mit denen von Prantl in den Hauptpunkten überein und können fast genügend an Freihandschnitten studiert werden. Um die weiteren Verhältnisse aber verfolgen zu können, mußte, wie schon angedeutet, zu Mikrotomschnitten übergegangen werden, die es ermöglichten, auf Medianschnitten einzelne Zellreihen eine Strecke weit verfolgen zu können. Wie wir späterhin sehen werden, beruht die teilweise falsche Deutung der weiteren Stadien des Regenerationsverlaufes bei Prantl lediglich auf der Tatsache, daß er auf seinen Schnitten die Zusammengehörigkeit der einzelnen Zellen nicht mehr genügend feststellen konnte.

So ist es erklärlich, daß er die äußeren hypertrophischen Gewebepartien als Callus — im Anschluß an gleichwertige Bildungen an Wundflächen von Stengeln — bezeichnet, in welchem die Eigentümlichkeit der verschiedenen Systeme nicht mehr ausgesprochen ist.

Ganz abgesehen davon, daß man fast bis zur Bildung des neuen Meristems die Zugehörigkeit dieser Calluszellen zu den betreffenden Zellzügen noch ermitteln kann (Fig. 1 *b*, Taf. I) und wir außerdem allgemein als Callus nur Wucherungen parenchymatischer zartwandiger Zellen in meist regellosem Verbande zu bezeichnen pflegen[2]), wäre vielleicht prinzipiell hiergegen nichts einzuwenden, wenn es sich nur um die Bezeichnung jener hypertrophischen Zellen handelte, welche außerhalb der neuen Epidermis usw. liegen. Aus

1) Ich will nicht unerwähnt lassen, daß die zuletzt besprochenen hypertrophischen Gefäßzellen-Initialen gelegentlich mehrere Kerne von verschiedener Größe und Form enthielten. Dieses abnorme Verhalten ließ sich nur in den erwähnten Zellen der provisorischen Wurzelhaube feststellen, sowie bei der partiellen Regeneration in den hypertrophierten Zellen des Zentralzylinders (vgl. p. 114); es beschränkte sich also nur auf Zellen, welche in der Folge entweder abgestoßen oder aus dem übrigen Gewebeverband auf andere Weise ausgeschaltet wurden.

2) Vergl. z. B. Küster, l. c., p. 135.

den weiteren Ausführungen Prantls geht aber hervor, daß er mit diesem Namen auch die durch regelmäßige Querteilungen sich streckenden, an die provisorische Wurzelhaube grenzenden Teile der Zellzüge bezeichnet. die ihre typischen Eigenschaften nicht im geringsten eingebüßt haben.

Es handelt sich also hier nicht nur um die Bezeichnung, sondern um eine Verkennung der Tatsachen, über die Prantl mit einer allgemeinen Bezeichnung hinweggeht. Wie unklar ihm diese Dinge waren. geht daraus hervor, daß er den Ursprung des weiteren Zuwachses der Wurzel in die Nähe der Callusgrenze verlegt, „einer idealen Fläche, in welcher der Callus an den differenzierten älteren Wurzelkörper angrenzt,“ die aber, wie er selbst zugibt, keineswegs scharf begrenzt ist. Eine solche Wachstumszone entsteht in der Tat nicht, sondern die Zellen strecken resp. teilen sich nur soweit, wie sie es in der normalen Wurzel auch getan hätten. Möglicherweise sah Prantl in der Zone der kurz vor der Bildung des neuen Meristems auftretenden, vorbereitenden Teilungen den Ort des Zellennachschubes, was aber aus der nur drei Längsreihen umfassenden Zeichnung (l. c. Fig. 2) nicht hervorgeht.

Die Verhältnisse, wie sie sich an den dekapitierten Wurzeln im Laufe des zweiten Tages darbieten, sind tatsächlich viel übersichtlicher, als aus Prantls Darstellung hervorgeht. Die bisher schwach gebogene Wundfläche wird in der Folge durch stärkeres Hervorwachsen des Zentralzylinders noch stärker herausgewölbt, sodaß sie die Gestalt einer Halbkugel annimmt (Fig. 1 *a*, Taf. I). Sowohl hierdurch, wie durch Längsteilungen der inneren Rindenzellreihen (Fig. 1 *b* bei c, Taf. I) wird die neu geschaffene Epidermis weiter nach außen gedrängt.

Schon im Laufe dieses zweiten Tages treten im Perikambium, das sich jetzt durch stärkere Plasmaanhäufung von den übrigen Geweben abhebt. Längsteilungen auf, die oft gleichzeitig durch den ganzen unteren Teil des Zellzuges gehen, bisweilen aber nur einzelne Zellen berühren.

Bei diesem Vorgang, der als erstes Stadium der eigentlichen regeneratorischen Tätigkeit von großer Bedeutung ist, muß ich jedoch etwas länger verweilen. Was zuerst die Bezeichnung „Perikambium“ anbetrifft, so möchte ich, obwohl kaum ein Mißverständnis anzunehmen ist, dazu bemerken, daß ich darunter wie

1) l. c., p. 550.

seinerzeit Nägeli[1]) und die meisten späteren Autoren[2]) jene Zone meristematischen Gewebes verstehe, die sich zwischen Rinde und Fibrovasalkörper befindet und den Ursprungsort der Nebenwurzelbildung darstellt.

Es ist bekannt, daß selbst bei Wurzeltypen mit relativ starker Abgrenzung der Gewebe sich diese, wenn man nicht Gelegenheit hat, sie direkt von ihren Initialen an zu verfolgen, recht schwer von einander unterscheiden lassen. Eine Unterscheidung jedoch war hier besonders notwendig, sofern man mit Sicherheit die aktionsfähige Zellreihe mit dem Perikambium identifizieren wollte. Erreicht wurde dies einerseits durch ein Verfolgen der Zellzüge basalwärts, wo die Differenzierung stärker hervortritt; anderseits aber durch die Kontrolle der von lebenden Wurzeln gefertigten Freihandschnitte, die durch die luftführenden Intercellularen der Rinde sowohl, wie durch den lückenlosen Verband des äußeren Fibrovasalkörpers eine bessere Unterscheidung ermöglichten, als die durchsichtigen Mikrotomschnitte. Jedenfalls war so durch steten Vergleich beider Präparationsarten ein Sichergehen gewährleistet.

Übrigens ist es auch verständlich, daß gerade das Perikambium hier die aktionsfähige Zone ist, da sie lange Zeit hindurch embryonal bleibt und daher von ihr Wachstumsleistungen (Reproduktionen) ausgehen können.

Nach diesem Exkurs kehre ich wieder zur Schilderung des weiteren Regenerationsverlaufes zurück. — Hier werden jetzt fast gleichzeitig mit jenen besprochenen Längsteilungen im Perikambium auch Bogenteilungen in diesem bemerkbar, welche aus einigen Zellen der inneren Reihe Sektoren herausschneiden, deren Winkel nach innen zeigt (Fig. 1*b* bei a, Taf. I). Diese gebogenen Wände treten ungefähr in der 6. bis 12. Zelle vom Wundrande aus auf und scheinen von großer Bedeutung für die nun folgenden Vorgänge zu sein.

Wie bereits erwähnt, haben die früh an ihren großen, breiten Zellen kenntlichen Anlagen der Gefäßstränge reichliche Querteilungen nahe dem Wundrand erfahren, wozu noch in den äußersten hypertrophischen Zellen unregelmäßige Teilungen hinzukamen. Jetzt ent-

1) Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachstum der Wurzel, in Nägeli, Beitr. z. wiss. Botan. 1863, H. 4, p. 84.

2) Vgl. zB. van Tieghem, Ann. d. Sc. Nat. Bot. Sér. V, Bd. XIII (1870—71), p. 30 ff.; Janczewski, Ann. d. Sc. Nat. Bot. Sér. V, Bd. XX (1874), p. 162; Reinke in Hanstein. Bot. Abh., Bd. I (1871), H. 3, p. 5.

stehen im Anschluß resp. gleichzeitig mit den geschilderten Vorgängen im Perikambium — und zwar in gleicher Höhe wie die besagten Bogenteilungen — weitere Querteilungen in den zur Bildung von Gefäßen bestimmten Zellen, zu denen sich oft noch Längsteilungen gesellen (Fig. 1*b* bei b, Taf. I).

Dies sind die Vorgänge, welche sich im Laufe und zum Schluß des zweiten Tages nach der Verwundung abspielen. Bevor ich auf den weiteren Verlauf der Regeneration eingehe, möchte ich nochmals auf die soeben geschilderten Teilungen im Perikambium hinweisen. Sie sind nicht allein von großer Bedeutung für die folgende Meristembildung, sondern scheinen überhaupt entscheidend für das Zustandekommen des Regenerationsprozesses zu sein, was ich noch durch einige experimentelle Beweise darlegen zu können hoffe.

Endlich zu Anfang des dritten Tages beginnen die zwischen Perikambium und den Gefäßzellen-Initialen liegenden sehr plasmareichen Pleromzellen ebenfalls zu lebhafterer Teilungstätigkeit überzugehen. Im Anschluß nämlich an die geschilderten Teilungen des Perikambiums einerseits und der Gefäßzellen-Initialen anderseits entstehen in diesen schmalen, länglichen Zellen eine Reihe neuer Wände, wodurch das bisherige Bild plötzlich geändert wird.

Während die im Laufe des zweiten Tages beobachteten Teilungen keine wesentliche Änderung des Gesamtbildes hervorriefen, erhält durch den zuletzt erwähnten Vorgang dasselbe ein vollkommen anderes Aussehen. Durch die vielen Teilungen auf einer Linie im äußeren Plerom, zu welchen noch als Fortsetzung solche im inneren Plerom hinzukommen, entsteht ein Zug meristematischer Zellen quer durch den Stumpf der dekapitierten Wurzel, der schon oberflächlich an dem dichter gelagerten Plasma erkennbar ist. Diese meristematische Zone setzt sich direkt an die durch die Bogenteilungen des Perikambiums gebildeten Zellen an, und zwar derart, daß die neu entstehenden Wände, da sie gegen die Mittelachse geneigt sind, dieselbe Richtung wie die Bogenwände haben (Fig. 1*b* bei d, Taf. I). Hierdurch wird eine bogige Anordnung der neuen Zellreihen erreicht, und somit der erste Schritt zur Bildung des neuen Vegetationspunktes getan. Bemerkt sei noch, daß schon Prantl[1]) die „bogige Anordnung“ der Zellreihen des neuen Scheitels auf Schrägstellung der neu angelegten Wände zurückführte, doch waren ihm, wie schon hervorgehoben, die maßgebenden Vorgänge im Perikambium unbekannt.

1) l. c., p. 552.

Alle außerhalb dieses neuen Meristems, sowie der neuen Epidermis liegenden Zellen bilden nur eine provisorische Wurzelhaube, werden also bald abgestoßen.

Dies Stadium, welches sich meist nach 60 Stunden dem Beobachter darbietet, ist gleichzeitig das letzte vor Zustandekommen der Regeneration. Denn die weiteren Differenzierungen, welche zur Bildung der Initialen der verschiedenen Gewebearten führen, erfolgen so schnell, daß sie im einzelnen nicht leicht erkennbar sind. Bereits am Ende des dritten Tages unterscheidet sich die Wurzel kaum von einer nicht dekapitiert gewesenen; höchstens vielleicht durch die Wurzelhaube (die provisorische ist inzwischen abgeworfen), welche noch etwas kleiner, als im normalen Zustand ist.

Wir sahen also im vorhergehenden, um dies nochmals kurz zu rekapitulieren, einen Regenerationsvorgang, bei dem, ohne dazwischentretende Callusbildung, die neue Wurzelspitze direkt aus den Geweben des Pleroms gebildet wurde. Ich nenne sie im Gegensatz zu einer später zu schildernden Modifikation die direkte Regeneration.

Obige Schilderung bezieht sich in erster Linie auf die Vorgänge in den Wurzeln von *Zea Mays*, sowie auf die übrigen angeführten Monokotylen. Ähnlich übersichtlich verhält sich die Sachlage bei *Helianthus*. Weniger übersichtlich gestaltet sich dagegen dieser Prozeß bei den Leguminosen (*Vicia Faba*, *Pisum* usw.) und den Cucurbitaceen infolge der nicht scharfen Abgrenzung der Gewebepartien am Scheitel. Bei letzteren sind deshalb die einzelnen Regenerationsstadien weniger gut zu erkennen. Jedenfalls wird auch hier stets der Vorgang von den oben charakterisierten Teilungen im Perikambium eingeleitet, und ist, da schon die den Zentralzylinder durchquerende meristematische Zone den früheren Zustand herstellt, die Regeneration meist 12 Stunden früher wie bei *Zea*, also nach 2 1/2 Tagen, vollendet. Auch ist die provisorische Wurzelhaube hier bei weitem mächtiger und wird nicht wie bei *Zea* usw. nach Bildung des neuen Meristems ganz abgestoßen, sondern geht direkt in die normale über.

Von den Zwiebelgewächsen wurden die in Wasser kultivierten Wurzeln von *Allium Cepa* untersucht. Diese ergaben ebenfalls eine vollkommene Regeneration, die sich in der Art ihres Verlaufes eng an *Zea* anschließt. Es ist hier jedoch zu bemerken, daß die Wurzeln von *Allium* nur bei sehr geringer Dekapitation imstande

sind zu regenerieren. Auch sind dieselben sehr empfindlich, und geht daher stets ein Teil derselben infolge der Verwundung zugrunde, im Gegensatz zu den Wurzeln der anderen besprochenen Keimpflanzen, welche sehr widerstandsfähig sind.

Schließlich boten unter den Monokotylen noch die Luftwurzeln einer Reihe Araceen gute Studienobjekte, unter ihnen besonders diejenigen von *Philodendron Dayanum* und *Anthurium Andreanum*. Infolge ihres für Luftwurzeln immerhin schnellen Wachstums (sie regenerierten meist in vier Tagen) und ihrer Widerstandsfähigkeit waren sie besonders gut zu einer Anzahl der später zu besprechenden Versuche geeignet.

Endlich ist noch zu erwähnen, daß an Keimwurzeln von *Pinus Pinea* ebenfalls Regeneration beobachtet wurde, doch nur dann, wenn außer dem Meristem sehr wenig hinweggenommen wurde. Die Art der Regeneration ist relativ einfach und schließt sich eng an die der Leguminosen an. Es bildet sich nach den typischen Teilungen im Perikambium quer durch den Zentralzylinder eine meristematische Zone, aus der ein neuer Vegetationspunkt hervorgeht. Allerdings verstreichen dann noch einige Tage, ehe die Wurzelhaube in ihrem ganzen Umfang wieder ersetzt ist.

Leider war es auch mir, wie früher schon Prantl[1]), nicht möglich, eine Regeneration der Wurzeln von Gefäßkryptogamen mit dreiseitiger Scheitelzelle zu erzielen. Ebensowenig konnte eine solche der Wurzeln von *Pistia*, *Lemna*, *Trianea* usw., welche die bekannten lockeren Hauben besitzen, beobachtet werden. Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob das Ausbleiben der Regeneration von der mangelnden Widerstandsfähigkeit der Wurzeln oder wirklich von dem Nichtvorhandensein der Regenerationsfähigkeit abhing.

2. Partielle Regeneration.

Während im vorhergehenden eine direkte Regeneration beschrieben wurde, treffen wir in etwas weiterer Entfernung vom Scheitel eine zweite Art des Ersatzes, bei der es zwar ebenfalls noch zur vollkommenen Restituierung der Spitze kommt, aber nur unter Beteiligung der Perikambialzone und des angrenzenden Fibrovasalkörpers. Im Gegensatz zur direkten Regeneration, die zwar auch im Perikambium ihren Anfang nimmt, später jedoch unter Beteiligung aller Gewebe des Zentralzylinders verläuft, bezeichne

1) l. c., p. 559.

ich diese nur aus einem Teil der Wundfläche resultierende Regenerationsart als partielle. Diese dürfte identisch mit der von Prantl[1]) prokambial genannten sein, da er bei derselben als Ausgangspunkt der Gewebebildung ebenfalls den Fibrovasalkörper bezeichnet. Ebenso beruht das von ihm angegebene Auftreten von zwei Vegetationspunkten, wie ich unten schildern werde, auf partieller Regeneration. Übrigens sind in den Untersuchungen Prantls die Vorgänge nicht näher beschrieben.

Man erhält diese Art der Regeneration, wenn man an Wurzeln z. B. von *Zea* die Spitze (incl. Haube) ungefähr 3/4—1 mm weit abträgt. Es streckt sich in diesem Falle die Wurzel viel weniger in die Länge, wie bei der direkten Regeneration und hört später damit ganz auf. Auch zeigen hier die Wurzeln jene von Sachs[2]) beschriebenen Nutationen, die Prantl für seine prokambiale Regeneration ebenfalls angibt. Charakterisiert ist sie am zweiten Tage durch eine ringwallförmige Bildung, die sich dort aus der Wundfläche erhebt, wo die äußeren Partien des Fibrovasalkörpers liegen. Bedingt ist diese Art der Regeneration stets, wie dies Prantl[3]) bereits mutmaßte, durch das Erlöschen der Bildungsfähigkeit der inneren Partien des Zentralzylinders.

Die bei der partiellen Regeneration sich abspielenden anatomischen Vorgänge sind ungefähr folgende. Wie die direkte Regeneration, so beginnt auch die partielle im Laufe des zweiten Tages mit der Bildung einer neuen Epidermis, die aber in anderer Weise vor sich geht. Es strecken sich nämlich nicht alle Rindenzellstränge annähernd gleichmäßig in die Länge, sondern die Epidermis sowohl, wie die äußeren drei bis vier Zellstränge bleiben in diesem Falle stark im Wachstum zurück (Fig. 2, Taf. I). Hierdurch entsteht eine weit auseinandergezogene Wundfläche in der Rinde, die hauptsächlich von den Längswänden der Rindenzellen begrenzt wird. Die Rindenzellen bilden nach reichlichen Querteilungen und Verdickung der äußeren Zellwand die neue Epidermis. Der Unterschied zwischen dieser Epidermis und derjenigen der direkten Regenerationsart liegt auf der Hand. Während bei letzterer nur die Querwände die neuen Außenwände abgeben, sind es bei der partiellen Regeneration neben den Querwänden auch die Längswände, wodurch diese neue Epidermis ein unregelmäßiges treppenartiges

1) l. c., p. 554.

2) l. c., p. 434.

3) l. c., p. 555.

Aussehen erhält (Fig. 2. Taf. I). Erst allmählich wird durch die Teilungstätigkeit der inneren Rinde die Epidermis auch hier nach außen gedrängt, doch behält sie stets ihre unregelmäßige Form.

Fast gleichzeitig beginnen auch die Längsteilungen im Perikambium aufzutreten, zu denen sich hier noch solche der inneren Rindenzellreihen gesellen, wie oben bereits angedeutet wurde. Wieder entstehen in der Perikambialzone, welche in diesem Falle gelegentlich mehrere Längsteilungen erfährt, die typischen Bogenteilungen, unter deren, fast möchte ich sagen, dirigierendem Einfluß die Zellen des äußeren Zentralzylinders ihre Teilungen wieder aufnehmen. Bis zu welcher Entfernung vom Perikambium diese Teilungen im Innern des Pleroms auftreten, hängt von der Lage des Schnittes ab. Es können die in der Anlage vorhandenen Gefäßstränge noch von ihnen ergriffen werden, und bildet dann dieser Modus ein Übergangsstadium zur direkten Regeneration. Zumeist liegen diese Gefäßanlagen aber schon außerhalb dieser Ringwallbildung und gehen nach Streckung und teilweiser Hypertrophie gleich den Zellen des inneren Pleroms in ein Dauergewebe über[1]).

Diese verschiedene Reaktionsfähigkeit der Gefäßstränge hängt natürlich davon ab, wo der betreffende Schnitt geführt wurde. Je weiter er vom Vegetationspunkt entfernt war, desto mehr nimmt die Regenerationsfähigkeit der Gefäßstränge ab, und wir stehen zuletzt vor dem Fall, wo eben nur jene dem Perikambium benachbarten vier bis fünf Pleromreihen zur meristematischen Tätigkeit zurückkehren, wie dies die Fig. 2 u. 3*a*, Taf. I darstellen.

Wie verläuft nun in der Folge die weitere Ausgestaltung dieses oben geschilderten Ringwalles? — Hier wollen wir erst den einfachsten Fall, den, wo gerade das innere Plerom seine Tätigkeit eingestellt hat, ins Auge fassen. Naturgemäß wächst dieser Ringwall durch Quer- und Längsteilungen der beteiligten Zellzüge an Höhe und Breite. Da die aktionsfähigen Zellen fast ausschließlich auf der Innenseite des Perikambiums liegen, nimmt auch, wie leicht ersichtlich, die Breite des Ringwalles in der Hauptsache nach Innen zu. Hierdurch wird natürlich auf Schließung der Lücke hingearbeitet, die durch Sistierung der Teilungstätigkeit der Zellen des inneren Zentralzylinders entstand, und dieser Effekt in der Tat auch bald, meist schon am dritten Tage, erreicht. Der so ent-

1) Diesen extremen Fall veranschaulicht Fig. 2, Taf. I. Die auf der Innenseite des Ringwalles gelegenen Zellen bei *i* haben bereits ihre Teilungen eingestellt und beginnen zu hypertrophieren.

standene Vegetationspunkt unterscheidet sich kaum von dem durch direkte Regeneration gebildeten. Die erwähnte Lücke wird derart von den benachbarten Geweben geschlossen, daß später im fertigen Wurzelzylinder an der betreffenden Stelle nur eine geringe Andeutung von dem stattgehabten Vorgang vorhanden ist. Wie sehr übrigens eine vollkommene Schließung derartiger Lücken durch den Regenerationsverlauf erzielt wird, soll später noch experimentell bewiesen werden.

Gehen wir jetzt zu jenem Modus der partiellen Regeneration über, bei dem auch die Gefäßanlagen ihre Teilungstätigkeit eingestellt haben, so tritt uns hier ein Ringwall entgegen, an dessen Bildung außer dem Perikambium nur ein geringer Teil des Zentralzylinders beteiligt ist (Fig. 2 u. 3*b*, Taf. I). Auch die Endodermis pflegt in den meisten Fällen aktiv in diesen Prozeß einzugreifen. In der Folge kann nun die Tätigkeit dieses Ringwalles denselben Effekt wie oben haben, d. h. es wird auch hier die vorhandene, durch Aussetzen der Teilungstätigkeit des mittleren Pleroms entstandene Lücke geschlossen. Anderseits können sich, und das ist wohl der interessanteste Vorgang, durch die verschieden starke Aktivität der am Ringwall beteiligten Zellstränge einige Zentren stärksten Wachstums auf demselben bilden. Indem diese nun allmählich die Oberhand gewinnen, kommt es zur Bildung von mehreren, meist zwei Vegetationspunkten. Diese letzteren ergeben in der Folge entweder wirklich getrennte Wurzelspitzen, oder können auch, jedoch nur im Anfangsstadium, wieder verschmelzen. Übrigens scheint die Wurzel stets auf eine derartige Verschmelzung dieser Anlagen hinzuarbeiten, eine Tatsache, die später noch eingehender experimentell dargelegt werden soll.

Natürlich muß jene zuletzt geschilderte Bildung von mehreren Vegetationspunkten als Grenze der Regenerationsmöglichkeit angesehen werden, da sie bereits durch das Zurückbleiben der Bildungstätigkeit einiger Stellen jenes Ringwalles bedingt ist. So ist denn auch bei weiterem Abtragen von Querschnitten, d. h. bei Entfernung von mehr als 1 mm von der Spitze, keine echte Regeneration mehr möglich. Dagegen findet, wie bereits Prantl[1]) feststellte, durch Neubildung von Nebenwurzeln ein Ersatz der Hauptwurzel statt, der unter Umständen ein ähnliches Endbild liefern kann, wie die Regeneration.

1) l. c., p. 555.

3. Reproduktion.

In diesem Falle streckt sich die Wurzel nur noch am ersten Tage und zwar um 3—5 cm, je nachdem mehr oder weniger von der wachstumsfähigen Zone hinweggenommen wurde. Es kommt aber in der Folge nicht, wie Prantl[1]) angibt, zu einer Callusbildung des Rindengewebes. Vielmehr wölben sich aus rein mechanischen Gründen, nämlich durch die etwas stärkere Streckungstätigkeit der Rinde und des Perikambiums gegenüber dem Zentralzylinder, diese beiden Schichten über letzteren bis fast zur Schließung der Wundfläche.

Aus den an die Wundfläche grenzenden Teilen des Perikambiums brechen nun sehr schnell — in wenigen Tagen — Nebenwurzeln hervor. Dieselben erscheinen nicht nur, wie Prantl angibt, an der Längsoberfläche der Wurzel, sondern mindestens ebenso häufig an der Wundfläche infolge der geschilderten Umwölbung des Perikambiums. Eilt eine von diesen Wurzeln besonders stark in der Entwicklung voran, so erhalten wir den schon oben erwähnten, fast vollkommenen Ersatz der Hauptwurzel. Sonst kann auch ein Büschel von mehreren Wurzeln an der Schnittfläche hervorbrechen und dann äußerlich dem Bild der partiellen Regeneration mit mehreren Vegetationspunkten ähneln. Natürlich sind derartige Vorkommnisse anatomisch stets durch den Ansatz der betreffenden Wurzel an die Hauptwurzel klar zu unterscheiden.

Nimmt man endlich, dies möge hier nur kurz angedeutet sein, noch mehr, d. h. über 2—3 mm von der Spitze hinweg, so findet keine Überwallung des Stumpfes mehr statt. Je nach der Entfernung des Schnittes vom Scheitel und des hierdurch bedingten Zustandes der Nebenwurzelanlagen kann durch korrelative Beeinflussung dieser ein mehr oder weniger vollkommener Ersatz der Hauptwurzel erfolgen[2]). Wie sich dies jedoch im einzelnen verhält, liegt außerhalb des Rahmens dieser Studien, und ist also an dieser Stelle nicht zu diskutieren.

4. Experimentelles.

Bei den oben beschriebenen Regenerationsvorgängen war es möglich, auf Grund der durch die mikroskopische Untersuchung festgestellten Tatsachen auf den Grad der Beteiligung der einzelnen

1) l. c., p. 555.

2) Vergl. auch Pfeffer, Physiologie Bd. II, 1901, p. 207.

Gewebe zu schließen. Es ergab sich dort das Resultat, daß jedwede Neubildung der Wurzelspitze selbst dort, wo noch alle Gewebe des Zentralzylinders an ihr mitarbeiten, von dem Perikambium aus resp. direkt unter dem Einfluß der in ihm auftretenden Teilungen vor sich geht.

Dem gegenüber könnte man nun einwenden, daß lediglich aus dem anatomischen Bilde die überwiegende Notwendigkeit gerade dieser Gewebeschicht nicht gefolgert werden könne. Ferner sind die einzelnen Phasen des Regenerationsverlaufes zu sehr ineinander geschachtelt, und es ist daher ohne weiteres nicht möglich, zu entscheiden, was das Primäre oder Sekundäre dieses Vorganges sei.

Es kam also darauf an, experimentell festzustellen, ob die regeneratorische Fähigkeit des jugendlichen Pleroms, die ja, wie die Tatsachen der direkten Regeneration zeigen, vorhanden ist, beim Fehlen des Perikambiums von der Pflanze nicht ausgenutzt werden kann. Bei Bejahung dieser Frage war auch gleichzeitig erwiesen, daß die Anwesenheit des Perikambiums für die Auslösung des Regenerationsprozesses unbedingt erforderlich ist.

Gleichzeitig wurde noch untersucht, welchen Einfluß das Fehlen der nicht direkt notwendigen Gewebearten auf den normalen Verlauf der Regeneration ausübt. — Ich nehme diese letzteren Versuche vorweg.

Zu diesem Zwecke wurden zuerst an dekapitierten Wurzeln von *Zea* und *Vicia Faba* mit feiner Nadel resp. feinem Skalpell Gewebepartien an der Schnittfläche verletzt oder entfernt, und die so behandelten Objekte in Sägespänen weiter kultiviert. Hierbei ergaben sich folgende Tatsachen.

Zerstörte man in der angegebenen Weise das Plerom, welches sich auf der Schnittfläche scharf abhebt, ohne das Perikambium zu verletzen — es ist dies naturgemäß nur durch Stehenlassen der äußeren Schichten des Pleroms möglich —, so streckt sich die Wurzel, jedoch verlangsamt, weiter. Am zweiten Tage beginnt, wie bei der partiellen Regeneration, die Bildung eines Ringwalles, der sich, wie früher geschildert, weiter entwickelt und zum Ersatz der Spitze führt.

Ein besonders gutes Objekt für diese Operationen sind wegen ihrer Dicke die schon angeführten Luftwurzeln einiger Araceen, besonders diejenigen von *Anthurium Andreanum* und *Philodendron Dayanum*. Hier war es möglich, mittels scharf abgebrochener, sehr dünnwandiger Glaskapillaren, welche beim Einstoßen gedreht wurden,

größere oder kleinere Teile des Pleroms zu exstirpieren. Der Erfolg war derselbe, wie bei den Wurzeln der Keimpflanzen.

Partielle Verletzung des Perikambiums führt zur Anlage einzelner Vegetationspunkte; ein Vorgang, der große Ähnlichkeit mit dem gleichen Fall der partiellen Regeneration hat. Er veranlaßte mich hauptsächlich, dieses Auftreten mehrerer Vegetationspunkte auf die Sistierung des Wachstums einiger Stellen der Perikambialzone, also auf Kontinuitätsstörung — hier durch Erlöschen ihrer Regenerationsfähigkeit bedingt — zurückzuführen. Die eingehendere anatomische Untersuchung bestätigte, wie schon gesagt, diese Annahme.

Bevor ich zur weiteren Besprechung der Operationen übergehe, welche zur Lösung der Frage nach der Gewebebeteiligung angestellt wurden, möchte ich noch einmal auf eine Tatsache der partiellen Regeneration zurückkommen. Diese konnte bei der Behandlung der anatomischen Details nur kurz gestreift werden, weil es zu ihrer Klärung einiger experimenteller Eingriffe bedurfte. Es handelt sich um die Erscheinung, daß trotz der nur partiellen Tätigkeit des Pleroms und sogar gelegentlicher Bildung getrennter Wachstumszentren im Ringwall eine einheitliche Wurzelspitze gebildet wird.

Zu der Interpretation dieser Tatsache konnte jedoch erst geschritten werden, sobald entweder festgestellt war, ob, wie infolge der mikroskopischen Befunde angenommen wurde, die Kontinuität der Wundfläche wirklich dauernd unterbrochen wird oder aber, was experimentell feststellbar ist, ob sich, wenn künstlich eine dauernde Unterbrechung der Kontinuität geschaffen wird, auch dann dieselben Tatsachen wie bei der partiellen Regeneration ergeben würden.

Ich bemühte mich also, die Wiederherstellung der Kontinuität der Wundfläche künstlich zu verhindern, was leicht auf folgende Weise erreicht wurde. In das freiliegende Plerom der dekapitierten Wurzeln wurde ein wenige mm langer Glasfaden gestoßen, so daß er aus der Schnittfläche noch 1 mm weit hervorragte. Oft wurden bei diesem Experiment Teile der Perikambialzone mit verletzt, so daß auch hier eine dauernde Unterbrechung stattfand. Wieder ging in diesem Fall die Ringwallbildung vor sich, wölbte sich über die Glasspitze empor, schloß sich über ihr zusammen und schließlich war spätestens nach vier Tagen in fast allen Fällen eine einheitliche Wurzelspitze gebildet. Der Glasfaden lag im Innern des Zentralzylinders eingebettet.

Es hatten sich also trotz der Hindernisse die getrennt regenerierenden Gewebepartien vereinigt und so eine Bestätigung unserer obigen Voraussetzung erbracht.

Soweit die Tatsachen über dies eigenartige Zusammenwachsen, das übrigens auch Lopriore[1]) bei künstlich zusammengebogenen, vordem gespaltenen Wurzelspitzen beobachtet hatte. Wie ist nun dieser Vorgang zu interpretieren? Meines Erachtens beruht derselbe auf der Eigenschaft des Perikambiums, nach Freilegung stärker auszuwachsen als die benachbarten, ebenfalls sehr streckungsfähigen Gewebepartien des äußeren Pleroms. Die hierdurch bewirkte Hemmung des Perikambiums auf der Innenseite (die Rinde kommt hier nicht in Betracht, da ihr Wachstum, wie ich schon sagte, nur ein passives ist) bewirkt natürlich eine Einwölbung nach Innen und hiermit sind auch die notwendigen Bedingungen gegeben. Alles übrige, wie das Ausfüllen der Hohlräume durch Zellwucherungen, Umwachsen der Hindernisse (Glasstäbchen) ist erklärlich und auch für andere Objekte bekannt.

Ich verlasse jetzt diese Betrachtung und wende mich wieder den Versuchen über die Beteiligung der verschiedenen Gewebe an der Regeneration zu. Wir sahen also, daß der Zentralzylinder kein für das Zustandekommen der Regeneration erforderliches Gewebe ist; wie verhält es sich nun mit der Rinde? — Auch diese ist von nebensächlicher Bedeutung, wie wir bereits bei der partiellen Regeneration sahen, wo eigentlich nur ihre inneren Schichten bei der Epidermisbildung beteiligt waren, während die äußeren mehr passiv mitwirkten. Experimentell läßt sich die Frage durch Abschälen der an die Schnittfläche grenzenden Partien der Rinde beweisen, was aber ziemlich mühsam ist. Ein besseres Resultat ergab folgende Versuchsanstellung, welche sich auch für die bereits genannten Operationen als praktischer erwies.

Spaltet man an Wurzeln zweiseitig gleichmäßige Rindenlappen hinweg, so wachsen dieselben, wie bereits Sachs[2]) zeigte, bei vertikaler Stellung gerade weiter. Nun kann man noch weiter gehen und selbst das Perikambium zweiseitig entfernen. Man erhält dann eine kaum 1 mm starke Mittellamelle, die sich in einem dampfgesättigten Raum ebenfalls noch gut, ohne besondere Nutationen streckt und nach der Dekapitation in normaler Weise regeneriert. Auf derartig behandelten Wurzeln treten natürlich die einzelnen Gewebepartien scharf hervor, und es ist dann leicht, dieselben an der durch Dekapitation geschaffenen Schnittfläche nach Wunsch (event. unter dem Mikroskop) herauszupräparieren.

1) l. c., p. 235.

2) l. c., p. 436.

Trennt man nun von solchen Präparaten beiderseits die Rinde mit einem Skalpell ab — wohlgemerkt ohne das Perikambium zu verletzen, was das Belassen von ungefähr drei Rindenreihen an demselben erfordert — so regeneriert die Wurzelspitze ebenfalls vollkommen normal. (Die hierbei einsetzende, durch die Spaltung bedingte Flankenregeneration ist hier als nebensächlich zu übergehen; sie wird im nächsten Abschnitt eingehend erörtert.) Noch lange beobachtet man an der regenerierten Lamelle die beiden anhängenden Rindenlappen, die sich kaum gestreckt haben, da sie allein nicht wachstumsfähig sind, während die Spitze unverändert ihr Wachstum fortsetzt.

Natürlich gelingt auch auf derartig behandelten Lamellen besonders gut eine beliebig weitgehende Zerstörung des Pleroms. So beobachtete ich Fälle, wo nur noch vier an das Perikambium grenzende Zellreihen des Pleroms übrig waren (was unter dem Mikroskop festgestellt werden konnte), und doch eine Regeneration erfolgte; gewiß ein sprechendes Beispiel für die Bedeutung des Perikambiums. Nur kommt es seltener zur Verschmelzung der beiden Vegetationszentren, die hier ja völlig getrennt sind. Dies ist wohl nur dann der Fall, wenn sich die regenerierenden Spitzen infolge von Nutationen oder anderen Ursachen stark gegen einander pressen.

Nachdem sich im vorhergehenden das Vorhandensein des Pleroms wie der Rinde nicht als unbedingt erforderlich für das Zustandekommen des Regenerationsprozesses erwiesen hatte, mußte ein letzter Versuch, zur Klärung der Hauptfrage dieses Abschnitts, in der Beseitigung des Perikambiums bestehen. Hierbei mußte sich zeigen, ob in der Tat die Möglichkeit einer Regeneration an das Vorhandensein des Perikambiums gebunden sei, ob also das Plerom trotz sonstiger regeneratorischer Fähigkeit allein für sich keinen Ersatz zu leisten vermag.

Entfernt man mit großer Vorsicht das Perikambium, ohne zu viel von den benachbarten Gewebepartien zu verletzen (in jedem Fall gehen einige Reihen der Rinde und des Pleroms zugrunde), so tritt nie mehr eine Regeneration ein! Wohl erfuhr das so behandelte Plerom zuerst noch eine geringe Längsstreckung, doch war damit auch seine Teilungstätigkeit beendet und seine Gewebe gingen in den Dauerzustand über. Es entwickelte sich dann oft nach einigen Tagen, weiter oben an dem noch unverletzten Teil des Perikambiums, eine Seitenwurzelanlage, die, wie an anderer

Stelle bereits geschildert, die Hauptwurzel ersetzte, aber auch in späteren Stadien stets ihren Ursprung erkennen ließ.

Wir stehen also hier vor der sehr bedeutsamen Tatsache, daß die regeneratorische Fähigkeit des Pleroms nur bei Anwesenheit des Perikambiums von der Wurzel verwertet werden kann.

B. Regeneration an gespaltenen Wurzeln.

Während im vorhergehenden die Regenerationen berücksichtigt wurden, welche beim Entfernen der ganzen Wurzelspitze eintraten, komme ich jetzt zur Besprechung des mehr oder weniger vollkommenen Ersatzes der durch Spaltung beseitigten einen Längshälfte der Wurzel. Diese seitliche Regeneration ist insofern von großer Bedeutung, da sie ein sehr klares Bild von der Tätigkeit der einzelnen Gewebearten in verschiedener Entfernung vom Scheitel gibt. Sie gestattet so eine Vervollständigung, sowie Prüfung unserer bei der Dekapitation gemachten Befunde. Auch diese seitliche Regeneration wurde bereits von Prantl[1]) studiert, doch liegen von diesem Autor nur Angaben über den unter Beteiligung aller Gewebe entstehenden Ersatz nahe der Spitze vor. Der basalwärts allmählich ausklingenden Bildungsfähigkeit der Gewebe und den dadurch geschaffenen Modifikationen des Ersatzes schenkte dieser Autor keine weitere Beachtung.

Diese Lücke sollte eine größere Arbeit Lopriores[2]) ausfüllen, in welcher die Regeneration gespaltener Wurzeln an den Vertretern der Haupttypen eingehend geschildert wurde. Leider richtete dieser Autor sein Augenmerk in erster Linie auf jene bei weniger vollkommener Regeneration resultierenden Abnormitäten in der Anordnung der Gewebe. Dagegen schenkte er gerade den Anfangsstadien des Regenerationsprozesses weniger Beachtung. Auch stellen seine schönen Abbildungen von *Zea Mays*, die er, wenn ich recht verstehe, teilweise als Stadien des fortschreitenden Regenerationsverlaufes auffaßt, bereits Endprodukte desselben dar. Dieselben hätten, was aus der vorgeschrittenen Differenzierung der Gewebe klar hervorgeht, nie einen vollkommenen Ersatz ergeben.

Im folgenden sollen nun die topographischen Eigentümlichkeiten der neugebildeten Gewebe, wie zB. die Umlagerung der Gefäße,

---

1) l. c., p. 556.

2) G. Lopriore, Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova Acta d. Leopoldin. Academ. 1896, Bd. 66, p. 211.

die Lopriore[1]) beschreibt, außer Acht gelassen werden, da sie in keinem direkten Zusammenhang mit den prinzipiellen Fragen dieser Arbeit stehen. Das Schwergewicht liegt demnach auch hier wieder — dies möchte ich nochmals betonen — auf der Klarlegung des Regenerationsvorganges, wie er durch die verschiedene Aktivität der Gewebe bedingt ist, sowie auf der Präzisierung der einzelnen Phasen des Regenerationsverlaufes.

Spaltet man Keimwurzeln von *Zea Mays* von der Spitze aus genau median ungefähr 1 cm weit, so wachsen, wie schon Sachs[2]) feststellte, die Spalthälften allerdings unter starker Verzögerung, sowie häufigen Krümmungen weiter. Es ergeben sich dann in geringer Entfernung vom Vegetationspunkt an der Schnittfläche zwei Arten der Regeneration, eine vollkommene und eine unvollkommene. Dagegen findet in größerer Entfernung von demselben nur eine oberflächliche Vernarbung der Wundfläche statt.

Betrachten wir zunächst die vollkommene Regeneration. Sie findet naturgemäß vor allem in den rein meristematischen Teilen der Wurzelspitze statt. Sie beginnt mit tangentialen Teilungen, die parallel zur Schnittfläche auftreten und zwar gleichzeitig auf der ganzen Linie, so daß hier, wo noch keine Spur von Differenzierung vorhanden ist, nach Abstoßung der Zellreste in zwei bis drei Tagen die Regeneration vollendet ist.

Dann setzt diese Regenerationsart auch an dem Teil der Längsschnittfläche ein, der etwas oberhalb des Vegetationspunktes liegt, etwa dort, wo bei Dekapitation eine direkte Regeneration eintreten würde. Ebenfalls finden hier parallel zur Wundfläche Längsteilungen in den angrenzenden Zellen statt, und zwar im Plerom etwas stärker wie in der Rinde, so daß die Mitte des Wundrandes hervorgewölbt wird. Dadurch werden auch die freien Enden des Perikambiums und der Endodermis etwas nach Innen gezogen. Eine neue, allerdings etwas unregelmäßige Epidermis hat sich übrigens nach Abstoßung der Zellreste durch Verdickung der jeweiligen Außenwände der betreffenden Zellen des Wundrandes sehr schnell gebildet.

In der Folge beginnen Perikambium wie Endodermis eine lebhafte Teilungstätigkeit zu entwickeln; hierin schließen sich ihnen die Nachbarschichten beiderseits an. Die beiden erstgenannten

1) l. c., p. 222 f.

2) l. c., p. 434.

Schichten pflegen zuerst eine tangentiale, dann eine Reihe radialer Längsteilungen auszuführen. Doch konnte nicht festgestellt werden, ob die Teilungen des Perikambiums auch hier das Primäre dieses Prozesses seien, da sie zu plötzlich erfolgten. Durch diese Teilungsvorgänge, zu welchen noch völlig regellose Zellteilungen in den dicht an der Wundfläche gelegenen jugendlichen Gefäßzellen hinzukommen, entsteht ein unregelmäßiges Gewebe von z. T. hypertrophischen Zellen, deren Ursprung nicht mehr festzustellen ist. Dasselbe läßt bald Interzellularen zwischen sich erkennen und nimmt ganz den Charakter eines Rindengewebes an[1]).

Erst nach Ablauf des zweiten Tages bemerkt man deutlich zwischen den beiden einwärts gebogenen Enden des Perikambiums an der Grenze der hypertrophischen und normalen Zellen eine meristematische Zone auftreten. Aus ihr entstehen zuerst nach außen hin eine Reihe größerer weitlumiger Zellen, die ebenfalls zur Rinde übergehen, welche letztere dann in der Bildung einer Endodermis ihren Abschluß findet. Dann ersetzt dies Meristem den fehlenden Teil des Perikambiums und Pleroms. Endlich wird auch durch lebhafte Teilungen der an der Wundfläche gelegenen, alten Rindenzellen die gelegentlich dort etwas eingefaltete neue Epidermis ausgewölbt, so daß die fertig regenerierte Wurzel bis auf die meist etwas ovale Querschnittsform ganz normal erscheint.

So kann denn in der Nähe des Scheitels unter Mitarbeit sämtlicher Gewebearten ein vollkommener Ersatz der entfernten Wurzelhälfte geleistet werden; dagegen kommt es in größerer Entfernung von demselben nicht mehr zu einem solchen. In diesem Fall wölben sich die innere Rinde, das Perikambium, sowie die äußeren Schichten des Zentralzylinders mehr oder weniger hervor, je nach der Teilungstätigkeit der an der Wundfläche gelegenen Zellen dieser Gewebe. Naturgemäß beteiligen sich desto mehr Gewebe an diesem Prozesse, je näher die betreffende Stelle des Wundrandes dem Scheitel liegt. Anderseits bleibt dort, wo die Regenerationstätigkeit bereits zu erlöschen beginnt, diese Tätigkeit nur auf das Perikambium und die dasselbe umgebenden Zellstränge beschränkt, analog den bei der partiellen Spitzen-Regeneration ge-

1) Diese soeben geschilderten Vorgänge lassen sich auch an Fig. 4 *b*, Taf. I, welche die unvollkommene Regeneration darstellt, verfolgen. Nur ist in diesem Fall die Rindenbildung regelmäßiger, weshalb auch die neue Epidermis meist geradliniger verläuft. Die meristematische Zone würde sich bei x ansetzen.

fundenen Tatsachen. Teilungen gehen auch hier in dem der Wundfläche benachbarten inneren Zentralzylinder vor sich, doch sind dieselben nur imstande, ein neues Rindengewebe mit Epidermis zu erzeugen, dagegen nicht eine neue Endodermis und ein neues Perikambium (Fig. 4 *b*, Taf. I). Es tritt demnach keine Verbindung der freien Enden dieser letzteren ein, und somit kommt eine völlige Ergänzung des Zentralzylinders nicht zustande. Wir erhalten dann Bilder, wie sie Lopriore[1]) auf seinen Tafeln gibt, wobei nicht zu vergessen ist, daß diese ausschließlich Endprodukte des Regenerationsprozesses darstellen, was der Autor übersehen zu haben scheint.

Endlich findet in noch größerer Entfernung vom Vegetationspunkt, also in den Partien, die zur Zeit des Schnittes über 1 mm von der Spitze entfernt waren, nur eine oberflächliche Verkorkung der an der Schnittfläche gelegenen Zellen statt, ohne jegliche regeneratorische Tätigkeit[2]).

Es liegen demnach am vierten Tage nach der Spaltung an der Längsschnittfläche alle Arten der Regeneration von der vollständigen bis zu den verschiedenen Modifikationen der zuletzt geschilderten unvollständigen vor, und zwar auf eine größere Strecke verteilt. Regenerationsfähig war natürlich die ganze zur Zeit des Schnittes 1 mm lange Spitze analog wie bei der Dekapitation (man kann dies durch Tuschmarken feststellen). Im Verlaufe des weiteren Wachstums wurde diese Strecke stark auseinander gezogen und so kam es, daß Partien, die zuerst noch teilungsfähig waren, später schon an ganz altes Gewebe grenzen, was bereits Prantl[3]) hervorhob. So ist es zu verstehen, daß jene oberen Teile, die normalerweise ebenfalls noch eine vollständige Regeneration ergeben hätten, durch die Beeinflussung der bereits differenzierten benachbarten Gewebe, diesen Prozeß nur noch unvollständig zustande bringen konnten[4]).

Schließlich haben auch die Befunde der Regeneration an gespaltenen Wurzeln die Tatsachen bestätigt, welche bei derjenigen des ganzen Vegetationspunktes ermittelt wurden. Das Mark ist hier ebenfalls das Gewebe, welches am schnellsten seine Regenerationsfähigkeit verliert; ihm schließen sich allmählich die äußeren Teile der Rinde und der innere Fibrovasalkörper an. Dieser Mangel

1) l. c., Taf. 1, Fig. 2, und Taf. 2, Fig. 1.

2) Vergl. Lopriore, l. c., Taf. 1, Fig. 1.

3) l. c., p. 557.

4) Vergl. auch Pfeffer, Physiologie, Bd. II (1901), p. 209.

kann jedoch nicht wie bei der Spitzenregeneration durch vermehrte Tätigkeit des Perikambiums und der peripheren Teile des Zentralzylinders ausgeglichen werden, sondern es leisten diese Gewebe nur einen unvollständigen Ersatz des fehlenden.

Überhaupt erscheint ein zu eingehender Vergleich zwischen beiden Regenerationsarten nicht angebracht, da die Endprodukte, ihrem Ursprung entsprechend, verschiedener Natur sind. Im letzten Falle handelt es sich hauptsächlich um den Ersatz von Dauergewebe — abgesehen vom fehlenden Teile des Vegetationspunktes —, der in wechselnder Vollkommenheit geleistet werden kann, im übrigen aber für die weitere Existenz des Organes nicht unbedingt erforderlich ist. Dagegen läuft es bei der Spitzenregeneration nur auf die Möglichkeit oder Nichtmöglichkeit der Wiederherstellung des Vegetationspunktes hinaus, von der das weitere Wachstum des betreffenden Organs abhängt.

Zum Schluß will ich noch erwähnen, daß auch die übrigen Versuchspflanzen dasselbe Resultat wie *Zea Mays* ergaben. Es wurden außer den Keimpflanzen von *Vicia Faba* noch die Luftwurzeln der angeführten Araceen sowie ein *Pandanus* untersucht. Bei *Allium cepa* konnte ich nur in wenigen Fällen eine Regeneration beobachten, da der Vegetationspunkt der Mehrzahl der zarten Wurzeln nach der Operation zugrunde ging.

II. Physiologischer Teil.

A. Beeinflussung der Regeneration durch äußere Faktoren.

Bei den bisher geschilderten Regenerationsprozessen befanden sich die betreffenden Pflanzen unter den optimalen Wachstumsbedingungen, was Temperatur, Kulturmedium usw. anbetraf. Zwar wurde schon dort gelegentlich hervorgehoben, daß in Wasser, feuchter Luft oder Sägespänen der Prozeß gleich gut verlaufe, jedoch blieben andere äußere Einflüsse bisher unberücksichtigt.

In der Folge erschien es aber wünschenswert, einmal systematisch festzustellen, wie sich der Regenerationsverlauf unter verschiedenen Außenbedingungen verhielte; und ob vor allem durch dieselben eine Verzögerung resp. völliges Aussetzen erzielt würde. So wurde nacheinander der Einfluß der Lage, Temperatur und der künstlichen Hemmung einer eingehenden Untersuchung unterzogen.

1. Einfluß der Schwerkraft.

Allgemeine Erwägungen ließen es geboten erscheinen, kurz den Einfluß der Schwerkraft auf das Zustandekommen der Regeneration zu ermitteln. Denn einmal spielen die barymorphotischen Reizwirkungen bei der Ausgestaltung des pflanzlichen Organismus so vielfach eine Rolle, daß auch die Ausbildung des Regenerates möglicherweise von diesen beeinflußt sein könnte. Anderseits war es auch denkbar. daß veränderte Einwirkung der Schwerkraft hemmend auf den Regulationsverlauf einwirken würde. — Gehen wir jetzt zu den Versuchen über.

Wurden dekapitierte Keimpflanzen von *Vicia* und *Zea* auf einem Klinostaten in horizontaler Lage gedreht, so daß also die Schwerkraft senkrecht zur Wurzel gerichtet war, so ging die Regeneration normal in drei Tagen vor sich. Es war ein solches Resultat zu erwarten, da auch die normale Wachstumstätigkeit unter diesen Bedingungen keiner Veränderung unterliegt[1]).

Andere Ergebnisse waren bei der Inversstellung möglich. Hier konnte einmal, ähnlich den von einigen Autoren[1]) für das Längenwachstum gemachten Erfahrungen, eine merkliche Verzögerung des Prozesses eintreten. Dann aber lag auch unseren obigen Erwägungen entsprechend die Vermutung nahe, daß durch sie ein wesentlich verändernder Einfluß auf die Ausgestaltung des Regenerates ausgeübt werde.

Die größte Schwierigkeit der diesbezüglichen Untersuchung lag darin, die Pflanzen derart zu kultivieren. daß sie wohl in inverser Richtung gehalten. dabei aber keinen wachstumhemmenden Nebenumständen ausgesetzt wurden. Dies erreichte ich am besten auf folgende Weise. Die dekapitierten Wurzeln wurden von unten in dünne Glasröhren gesteckt, die an einem Gestell befestigt waren, welches seinerseits wieder in einen weiten, feuchtgehaltenen Glaszylinder gestellt wurde. Die betr. Glasröhren wurden so eng genommen, daß sie den Wurzeln in den späteren Stadien der Regeneration keinen Raum zum Umkrümmen boten. Anderseits durften sie aber auch nicht zu eng sein, damit die wachsenden Wurzeln keiner stärkeren Reibung ausgesetzt waren. Die Grundbedingung für die zu verwendenden Wurzeln war somit eine möglichst gleichmäßige Dicke in allen Zonen, wie sie die Wurzeln von *Zea Mays*

1) Vergl. Pfeffer, l. c., Bd. II, p. 126.

aufweisen. Dagegen waren die Wurzeln von *Vicia Faba*, *Lupinus* usw., die nach der Basis hin an Umfang zunehmen und in einer zylindrischen Glasröhre der dünnen Spitze genügend Raum zum Umkrümmen lassen, für diesen Versuch nicht brauchbar.

Das Resultat dieser Versuche, die in großer Anzahl angestellt wurden, bestand darin, daß die invers gestellten Wurzeln von *Zea* meist normal in drei Tagen regenerierten und nur selten eine geringe Verzögerung der Regulation von 12 Stunden aufwiesen. Auch Luftwurzeln des schon genannten *Philodendron Dayanum* regenerierten in Glasröhren, in welche sie einfach von unten eingeführt wurden, ungefähr in derselben Zeit wie vertikal wachsende.

Was die Gestaltung des Regenerates bei *Zea* anbetrifft, so möge hier noch bemerkt werden, daß der Vegetationspunkt vollkommen normal war. Die Wurzelhaube dagegen wies nicht die bekannte kegelförmige Gestalt auf, sondern bestand nur aus 3—4 Reihen abgeplatteter Zellen, die der Spitze wie eine Kappe aufsaßen. Leider war es nicht möglich, die Entwicklung dieser Haube in der Inversstellung weiter zu beobachten, da die meisten Wurzeln in dieser Lage nach vier Tagen abstarben. Zurückgebracht in die Vertikalstellung nahmen diese Hauben in einem Tage wieder ihre normale Gestalt an.

2. Einfluß der Temperatur.

Es ist selbstverständlich, daß die Temperatur von großer Wichtigkeit für den mehr oder minder schnellen Verlauf der Regeneration ist. Bereits Lopriore[1]) gab an, daß die Luftwurzeln im wärmeren Kulturhause schneller regenerierten als im kalten, daß also optimale Wachstumsbedingungen auch für die Regeneration die günstigsten seien.

So fand auch ich, daß Wurzeln von *Zea* und *Vicia* bei einer Temperatur von 14—16° C, bei welcher ich sie anfangs beobachtete, schlechter und unregelmäßiger regenerierten wie bei 22° C im Wärmezimmer. In letzterem wurden sie in der Folge stets kultiviert und es beziehen sich auf diese Temperatur, wenn nicht anderes bemerkt, alle früheren Angaben über die Regenerationsdauer. Diese betrug, wie schon gesagt, drei Tage bis zur vollständigen Restituierung des Vegetationspunktes und konnte auch durch höhere

1) l. c., p. 280.

Temperatur von zB. 32° C, welche bei *Zea* die optimale für das Wachstum ist, kaum abgekürzt werden. Selten waren in diesem Falle die betreffenden Wurzeln nach $2\frac{1}{2}$ Tagen vollkommen regeneriert. Es ist also hieraus zu ersehen, daß der Differenzierungsvorgang — selbst unter günstigsten Wachstumsbedingungen — ein gewisses Zeitminimum beansprucht, unter das er nicht herabgedrückt werden kann.

Anderseits ist es aber möglich, ohne ein Mißlingen der Regulation herbeizuführen, den Vorgang sehr in die Länge zu ziehen. So wurde zB. bei Keimpflanzen von *Lupinus*, die bei einer Temperatur von + 4° C. im Eisschrank gehalten wurden, erst nach 14 Tagen eine völlige Regeneration beobachtet. Dabei war das Längenwachstum der niedrigen Temperatur entsprechend langsam (3—4 mm pro Tag).

Aber nicht nur starke Verzögerung, sondern sogar vollständige Hemmung kann durch niedere Temperatur erreicht werden, ohne daß die betr. Pflanze ihre Regenerationsfähigkeit einzubüßen braucht. So regenerierten Keimpflanzen von *Zea*, die während zwei Tagen ebenfalls bei + 4° C. gehalten waren und hier eine vollständige Sistierung des Wachstums erfahren hatten, in die gewohnten Bedingungen zurückversetzt, normal in zwei Tagen. Bei einem andern Versuche, wo die Pflanzen drei Tage hindurch im Eisschrank verblieben, starben bei der Hälfte derselben nach dem Warmstellen die Spitzenteile der Wurzeln ab; alle intakt gebliebenen regenerierten wie vorher.

Ich möchte hier noch bemerken, daß die Regenerationsdauer von zwei Tagen nicht kürzer ist als in anderen Fällen, wo der ganze Vorgang drei Tage beansprucht. Denn der eigentliche Regenerationsprozeß dauert, wie bereits an anderer Stelle eingehend erörtert ist, auch nur zwei Tage, da der erste Tag von internen Vorgängen ausgefüllt wird. Dieselben bestehen vermutlich neben dem Wundshock aus jener Kette von Aktionen, deren Endziel die Auslösung der Regulation ist. Diese internen Vorgänge, sowie die Beseitigung des hemmenden Wundshocks können sich demnach auch während der Hemmung abspielen, sodaß nach deren Aufhebung sogleich die Regeneration beginnt.

Übrigens war, wie durch eine Reihe genauer mikroskopischer Untersuchungen festgestellt werden konnte, die Hemmung der Regeneration in diesem Fall eine vollkommene. Es waren nicht die geringsten auf eine Einleitung des Prozesses deutenden Zellteilungen zu bemerken.

3. Ätherwirkung.

In der Voraussetzung, durch Anwendung eines Anästhetikums eine teilweise oder völlige Hemmung des Regenerationsverlaufes herbeiführen zu können und hierdurch weitere Einblicke in das Wesen desselben — besonders seine Beziehungen zum Wachstum — zu gewinnen, stellte ich eine Reihe von Versuchen mit verschieden konzentrierten Ätherlösungen an. Durch diese hatte schon Townsend[1]) in höherer Konzentration starke Verzögerung des Längenwachstums bei Keimpflanzen erzielt[2]).

Während die bei niederer Temperatur angestellten Versuche ergaben, daß Wachstum und Regeneration meist in gleicher Intensität nebeneinander herlaufen, lieferten die Versuche in Ätherlösungen andere Resultate.

Bevor ich auf die Versuche selbst eingehe, will ich kurz auf die Technik der Versuchsanstellung hinweisen. Von vornherein war es natürlich geboten, eine möglichst hohe Konzentration der Ätherlösung anzuwenden, um die gewünschten Hemmungen zu erzielen. Die Pflanzen wurden nicht im Dampfraum — wie bei Townsend — sondern in großen 2 l fassenden Wasserkulturgefäßen gehalten, welche mit der betr. Ätherlösung beschickt und von einer nicht zu großen Glocke überdeckt waren. Die relativ große Wassermenge verhinderte bei der unausbleiblichen Verdunstung des Äthers das zu starke Fallen des Konzentrationsgrades. Übrigens wurde z. T. die Mischung täglich erneuert, um diesen Fehler auszuschließen; doch zeigten Vergleiche, daß dies kaum notwendig war.

Was nun die Versuche anbetrifft, so will ich hier nur erwähnen, daß bei geringem Äthergehalt wie 0,1—0,2 % die dekapitierten Keimwurzeln von *Zea* und *Vicia* normal in drei Tagen regenerierten, und zwar unter geringer Wachstumshemmung. Ebenso war durch vorübergehende — einstündige — Einwirkung der stärksten zulässigen Lösung von 1 % kein Einfluß auf den Regenerationsverlauf

1) Annals of Botany, 1897, Bd. 11, p. 522.

2) Vor kurzem beobachtete Olufsen (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1903, Bd. XV, p. 306) den Einfluß verschieden starker Ätherdosen auf die Wundperidermbildung an Kartoffelknollen. Er erhielt bei vorübergehender Einwirkung des Äthers (nach der Johannsenschen Methode) keine gesteigerte oder sogar eine weniger kräftige Peridermbildung, wie bei den nicht ätherisierten Kontrollknollen. Die Folgerung des Autors hieraus, daß der Wundreiz allgemein durch Anästhetika ausgeschaltet wird, ist jedoch, wie die folgenden Tatsachen der Regeneration in Ätherwasser zeigen, jedenfalls in dieser generellen Fassung nicht haltbar.

wahrzunehmen. Bei dauernder Einwirkung von höheren Konzentrationen machten sich dagegen unter starker Wachstumsabnahme in der Streckungszone starke Anschwellungen bemerkbar, und schließlich begannen, bei Anwendung noch höherer Konzentrationen, die Wurzeln von der Wundfläche an abzusterben. Dies geschah bei *Vicia*, die sehr empfindlich ist, schon bei einem Äthergehalt von 0,5 %, während Wurzeln von *Zea* erst bei 1 % zugrunde gingen. Die Anschwellung der Streckungszone wird übrigens durch eine gleichmäßige Hypertrophie sämtlicher Gewebezellen — nicht durch Zellvermehrung — hervorgerufen. Die derartig hypertrophisch veränderten Zellen des Rindenparenchyms und der jugendlichen Gefäße enthalten ziemlich allgemein zwei Kerne von normalem Aussehen.

Als Beispiel für die eigenartigen Erfolge bei der Ätherbehandlung will ich mich im folgenden nur an den die Verhältnisse am klarsten zeigenden Fall bei Anwendung möglichst hoher Konzentration halten. Wurden nämlich dekapitierte Wurzeln von *Zea* in ³/₄ % Ätherwasser kultiviert, so war zuerst die tägliche Streckung eine geringe — höchstens 1 cm — und wurde dann später ganz sistiert. Dagegen regenerierten die Wurzeln meist in drei Tagen — selten mit Verzögerung von einem Tage — allerdings unter Bildung eines etwas unregelmäßigen Vegetationspunktes. Letzterer wuchs dann nicht weiter, sodaß die im Wachstum sehr geförderten zahlreichen Nebenwurzeln ihn bald überragten. Jedoch war dieser Vegetationspunkt völlig lebenskräftig, was die nach viertägigem Aufenthalt in Äthermischung in Wasser übertragenen Wurzeln bewiesen, da sie bald ihr Wachstum wieder aufnahmen.

Wir stehen also hier vor der eigenartigen Tatsache, daß zuerst trotz starker Retardierung des Wachstums die Regeneration in normaler Schnelligkeit verläuft, und daß dann trotz ausgebildeten Vegetationspunktes eine weitere Streckung nicht stattfindet. Jedenfalls ist es schwer, eine Erklärung zu finden für diese einseitige Wachstumshemmung der Hauptwurzel, während doch die Entwicklung der Nebenwurzeln besonders angeregt wird. Daß diese Hemmung der Hauptwurzel nicht durch irgendwelche von den Nebenwurzeln ausgelöste Korrelationen bedingt sein kann, geht aus den Ausführungen eines späteren Abschnittes hervor.

Häufig treten bei der Kultur in ³/₄ % Ätherwasser Fälle von partieller Regeneration mit mehreren Vegetationspunkten auf, die, in reinem Wasser weiterkultiviert, oft drei bis vier getrennte Spitzen

ergeben. Es ist dies wohl so zu erklären, daß einzelne Zellkomplexe des Ringwalles durch die schädigende Wirkung des Äthers abgetötet wurden und die getrennten Wachstumsherde später infolge der weiteren Hemmung nicht — wie sonst häufig — wieder zusammenwachsen konnten.

Die Regeneration längsgespaltener Wurzeln wurde nur in schwach konzentriertem Ätherwasser beobachtet, wo sie ebenfalls normal verlief. Dagegen trat sie in stärkerem von 0,5 % überhaupt nicht mehr ein.

4. Mechanische Hemmung.

Bereits gelegentlich der Besprechung des Einflusses der Temperatur auf den Verlauf der Regeneration hatte ich hervorgehoben, daß durch starke Erniedrigung derselben bei Keimwurzeln von *Zea Mays* eine vollständige Hemmung des Prozesses gleichzeitig mit einer solchen des Wachstums hervorgerufen werden könne. Hier war es aber nur möglich, die Hemmung bis höchstens zum dritten Tage auszudehnen, weil späterhin die so behandelten Wurzeln abstarben.

Da es aber aus theoretischen Gründen interessant erschien, festzustellen, wie lange Zeit die Gewebe nach der Verwundung regenerationsfähig bleiben, ohne in einen Dauerzustand überzugehen, so wurde die vielfach mit Erfolg benutzte Methode einer mechanischen Hemmung durch Eingipsen zu diesem Zwecke herangezogen.

Pfeffer[1]) hat bekanntlich festgestellt, daß Keimwurzeln lange Zeit hindurch im Gips ihre Lebensfähigkeit bewahren. Später fand auch Tittmann[2]), daß bei *Populus*-Stecklingen das Kambium zwar durch Gipsverband gehindert wird, an der Schnittfläche Kallus zu produzieren, daß es aber diese Fähigkeit nicht einbüßt, sondern sofort nach Entfernung des Hemmnisses seine Tätigkeit beginnt. Selbst nach einer drei bis vier Wochen andauernden Hemmung blieb die Reproduktionsfähigkeit des Kambiums erhalten.

Auch bei meinen Versuchen gelang es, eine völlige Hemmung zu erzielen, ohne die Regenerationsfähigkeit der Gewebe zu beeinträchtigen, wie im folgenden gezeigt werden soll.

---

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Leipzig 1893, p. 351.

2) Tittmann, Physiol. Unters. üb. Kallusbildung. Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, Bd. XXVII, p. 185.

Für die Versuche wurden Keimpflanzen mit ca. 3—5 cm langen Wurzeln benutzt, welche $^1/_2$—$^3/_4$ mm weit dekapitiert und dann nach der von Pfeffer[1]) angegebenen Manier eingegipst waren. Sie wurden in einer Umhüllung von feuchten Sägespänen bei 19° C. im Wärmezimmer gehalten. Vom vierten Tage an wurden täglich je 6 Stück von ihrer Gipshülle befreit und bei gleicher Temperatur in Sägespänen weiterkultiviert.

Es ergab sich da das Resultat, daß bis zum sechsten Tage alle Pflanzen nach dem Herausnehmen aus ihrem Verbande normal regenerierten. Die Regenerationsdauer betrug auch hier nur zwei Tage. Dies läßt sich wie bei der Kältehemmung wieder dadurch erklären, daß die vorbereitenden internen Regulationsvorgänge usw., die sonst den ersten Tag nach der Dekapitation beanspruchen, sich schon während des Verweilens im Gipsverbande abspielen. — Am siebenten Tage zeigten sich bei *Vicia* nur noch die Hälfte der Pflanzen regenerationsfähig, während bei den anderen Exemplaren ein Teil der Wurzel abgestorben war. Die noch länger in Gips gehaltenen Exemplare gingen fast regelmäßig zugrunde. — Dagegen zeigten sich die Wurzeln von *Zea* widerstandsfähiger. Alle Pflanzen regenerierten normal bis zum achten Tage; dann begannen auch hier bei einem Teil der Pflanzen die Gewebe von der Schnittfläche an abzusterben. Am 14. resp. 15. Tage war nur noch je ein Exemplar an der Spitze unbeschädigt.

Alle Versuchspflanzen behielten ihre Regenerationsfähigkeit, solange die Spitze lebensfähig blieb; eine Umwandlung der regeneratorisch tätigen Gewebe in Dauergewebe fand niemals statt. So oft eine Wurzel keine Regeneration ergab, erwiesen sich schon beim Herausnehmen aus dem Gips die der Schnittfläche benachbarten Gewebepartien als abgestorben.

Vorliegende Versuche zeigten also übereinstimmend, daß dekapitierte Wurzeln, solange sie überhaupt lebensfähig bleiben, ihre normale Regenerationsfähigkeit bewahren, daß also die regeneratorisch tätigen Gewebe nie eine Umwandlung in Dauergewebe erleiden. Wie der anatomische Befund ergab, war auch die Hemmung eine vollkommene, denn nie wurden die geringsten, die Regeneration vorbereitenden Teilungen aufgefunden.

Auch diese letzte Tatsache war von vornherein nicht unbedingt selbstverständlich. Denn schon Pfeffer[2]) konnte bei eingegipsten

1) l. c., p. 238 f.

2) l. c., p. 357.

Wurzeln nachträglich sowohl Zellteilungen, wie eine Entwicklung von Nebenwurzelanlagen konstatieren. Da letztere ebenfalls vom Perikambium aus ihren Ursprung nehmen, wäre es immerhin denkbar gewesen, daß dasselbe an der Wundfläche wenigstens die einleitenden Teilungen für die Regeneration aufgenommen hätte.

Die oben erwähnten Nebenwurzelanlagen waren übrigens in den von mir beobachteten Fällen nach acht Tagen nur 2–3 mm von der Wundfläche entfernt. Nach Beseitigung des Gipses kamen dieselben sofort zur Entwicklung und überholten den regenerierenden Stumpf meist am ersten Tage. Diese letztere Erscheinung will ich hier nur einstweilen registrieren, ihre Interpretation dagegen auf den folgenden Abschnitt verschieben.

Schließlich möchte ich noch bemerken, daß die Wurzel selbst bei relativ hoher Außenarbeit noch imstande ist, ihre Spitze zu regenerieren. Dies ergaben Versuche in plastischem Ton von hoher Konsistenz, in dem, wie Pfeffer[1]) zeigte, das normale Wachstum von intakten Wurzeln nur mäßig gehemmt wird. Dekapitierte Keimwurzeln von *Vicia* und *Zea*, die in homogene Tonwürfel[2]) eingelassen waren, regenerierten auch hier normal in drei Tagen, also ohne jegliche Hemmung.

B. Korrelative Beeinflussung der Regeneration durch die Ersatztätigkeit.

Während im vorhergehenden der Einfluß einer Reihe äußerer Faktoren auf die Regeneration besprochen wurde, soll im folgenden durch das Studium des korrelativen Einflusses der Nebenwurzelbildung auf diesen Vorgang ein weiterer Einblick in das Wesen desselben versucht werden. Die vielfachen korrelativen Reaktionen, die bei störenden Eingriffen in der Pflanze ausgelöst werden, sind ja bekannt und zeigen zur Genüge, wie sehr mit ihnen gerechnet werden muß.

Gerade hier liegt die Vermutung nahe, daß derartige Korrelationen — ausgelöst durch die reiche reproduktive Ersatztätigkeit der Pflanze — gelegentlich dort eine Regeneration unterdrücken, wo die Bedingungen für eine solche günstig zu sein scheinen; ein

1) l. c., p. 326.

2) Nach der Pfefferschen Manier l. c., p. 324 vorbereitet.

Gedanke, den bereits Pfeffer in seiner Physiologie[1]) zum Ausdruck gebracht hat.

Denn es ist ja eine auffallende Tatsache, daß bei Pflanzen in so beschränktem Maße echte Regeneration vorkommt, während wir sie bei tierischen Organismen so häufig finden. — Stets hat diese Erscheinung die Biologen beschäftigt. Schon Herbert Spencer weist in seinen Prinzipien der Biologie[2]) auf sie hin, ohne indessen eine Interpretation derselben zu versuchen. Erst Pfeffer bemühte sich, in der soeben zitierten Weise diese Tatsache verständlich zu machen; hierauf werde ich, wie schon angedeutet, noch eingehend zurückzukommen haben.

Endlich ist noch die Anschauung Goebels[3]) zu erwähnen. Es glaubt dieser Forscher, daß das seltene Auftreten der Regeneration bei Pflanzen mit dem Vorhandensein der Vegetationspunkte zusammenhängt im Gegensatze zu den Tieren, wo solche fehlen. „Da an diesen neue Organe ohnedies entstehen," meint er, „hätte zB. die Ergänzung eines abgeschnittenen Blattteils keinen Nutzen." Durch diese finale Betrachtungsweise wird natürlich die Erscheinung nicht erklärt, wie dies übrigens Goebel neuerdings[4]), einer Äußerung Morgans[5]) gegenüber, garnicht beabsichtigt zu haben angibt. Allerdings ist ihr Wert als Handhabe für eine kausale Fragestellung nicht zu leugnen.

Soviel über die betreffenden Ansichten. Hier kommt es natürlich nicht darauf an, die Seltenheit einer Regeneration bei Pflanzen ganz allgemein zu diskutieren, sondern, wie schon bemerkt, in Anlehnung an die vorherigen Untersuchungen nur jene Fälle, wo die Bedingung in Form eines Komplexes embryonaler Zellen — Kambium — vorhanden zu sein scheint. So wäre es in unserm Spezialfall denkbar, daß bei Entfernung größerer Spitzenteile immer noch eine Regeneration der Wurzel infolge der Tätigkeit des sehr frühzeitig gebildeten Kambiumringes möglich ist, wenn jene reproduktive Bildung von Nebenwurzeln verhindert wird. Denn die Befähigung des Kambiums zu derartigen Leistungen ist wohl genügend bekannt. Ich erinnere hier nur an jene Menge Beispiele[6]) für die Entstehung von Sprossen und Wurzeln aus dem vom Kambium produzierten Kallus.

1) 1901, Bd. II, p. 208.

2) Deutsch von B. Vetter, Stuttgart 1876, Bd. I, p. 183.

3) Organographie Jena 1898, p. 37.

4) Biolog. Zentralbl. 1902, Bd. 22, p. 490.

5) Regeneration, New-York 1901, p. 86.

6) Zitiert zB. bei Vöchting, Organbildung 1878, Bd. I, p. 225; Wiesner, Elementarstruktur 1892, p. 91; Göbel, Organographie 1898, p. 37 u. a. a. O.

Experimentelles.

Eine direkte Entscheidung dieser Frage war experimentell infolge der technischen Schwierigkeiten bisher nicht möglich; eines verunglückten Versuches soll später gedacht werden. Dagegen versprach eine indirekte Inangriffnahme dieses Problemes mehr Aussicht auf Erfolg. Eine solche mußte bestehen in dem Studium des Einflusses der geförderten reproduktiven Ersatztätigkeit d. h. Nebenwurzelbildung auf die normale Regeneration. Konnte durch sie eine Hemmung resp. gänzliche Unterdrückung erzielt werden, so war auch gleichzeitig damit der Beweis für die Pfeffersche Interpretation erbracht.

Einen Fingerzeig für die experimentelle Beantwortung dieser Frage gab bereits eine Tatsache, welche im vorhergehenden Abschnitt erwähnt wurde und zwar gelegentlich der Besprechung der durch Eingipsen hervorgerufenen Hemmung der Regeneration. Es hatte sich nämlich hierbei gezeigt, daß die während des Verweilens der Wurzeln in Gips bis nahe an die Wundfläche vorgerückten Nebenwurzelanlagen sich nach dem Entgipsen sehr schnell entwickelten und schon am ersten Tage den schwach wachsenden Stumpf der Hauptwurzel überragten. Trotzdem dieser wohl fraglos der korrelativen Beeinflussung der Nebenwurzeln ausgesetzt war, regenerierte er doch regelmäßig in zwei Tagen und überholte späterhin diese Nebenwurzeln seinerseits wieder im Wachstum.

Obwohl dieser Versuch schon recht überzeugend erschien, mußte doch ein einwandfreierer gefunden werden. Denn es war einerseits diese Beeinflussung doch nur eine vorübergehende. Dann ging auch das Austreiben der Nebenwurzeln gleichzeitig mit der Regeneration vor sich, statt vor ihr einzusetzen und so zur Erzielung einer stärkeren Wirkung beizutragen. Es mußte dieser Prozeß wenigstens so lange gehemmt werden, bis eine ganze Reihe von Nebenwurzeln sich entwickelt hatte, die die Hauptwurzel womöglich an Länge übertrafen. Erst dann konnte eine vollständige Beeinflussung der Regeneration von ihrem Beginn an vermutet werden.

Erreicht wurde dies durch Eingipsen der Streckungszone (ca. 1—1,5 cm) von 4 cm langen dekapitierten Keimwurzeln von *Vicia* und *Zea*. Es war so jedes nachträgliche Längenwachstum verhindert und die Nebenwurzeln entwickelten sich rasch an dem frei gebliebenen Teil der Hauptwurzel. Nach acht Tagen hatten sich an jeder Pflanze ungefähr acht bis vierzehn kräftige Seitenwurzeln gebildet, die die eingegipste Hauptwurzel bei *Vicia* um 5 cm, bei

Zea um 3 cm an Länge überragten. Trotzdem regenerierten sämtliche Keimpflanzen nach Entgipsen normal in zwei Tagen, wobei sich die Längendifferenz der Haupt- und Nebenwurzeln wenig zugunsten der ersteren verschob. So ergab also auch dieser Versuch eine exakte Bestätigung der bei der ersten Versuchsanstellung gemachten Beobachtungen.

Nun ist bei dem zuletzt besprochenen Versuche doch noch ein Übelstand vorhanden, der darin besteht, daß die Entfernung der Nebenwurzeln von der Wundfläche 1—1,5 cm beträgt. Man könnte hier einwenden, daß auf solche Entfernung hin eine Reizleitung und folglich auch eine Beeinflussung der Regulation kaum stattfinde. Denn die Nebenwurzelanlagen bei stärker dekapitierten Wurzeln entstehen stets in ganz geringer Entfernung, höchstens wenige Millimeter von der Wundfläche entfernt. Da wir jedoch ihren Einfluß kennen lernen wollen, käme es daher bei dem betr. Versuch auf Schaffung möglichst analoger Verhältnisse an.

Aber auch dieser Fehler war in der Weise zu umgehen, daß wieder auf die Fähigkeit der Wurzeln in Gips Nebenwurzelanlagen zu bilden zurückgegriffen wurde. Diese Anlagen rücken, wie ich mich übrigens selbst überzeugen konnte, nach Angabe Pfeffers[1]) bis zu einer Entfernung von 4 mm bei *Vicia*, 3 mm bei *Zea* vom Vegetationspunkte vor.

Wurden nun derartige Keimwurzeln, die sieben Tage im Gipsverband gewesen waren, deren Nebenwurzelanlagen also die größte mögliche Annäherung an die Spitze erreicht hatten, in der gewohnten Weise dekapitiert, so mußte der Regenerationsverlauf vom ersten Augenblick an unter dem Einfluß der sich sogleich rapide entwickelnden Nebenwurzeln stehen. Dieser Einfluß mußte also umso ausschlaggebender sein, da er sich diesmal auch auf den ersten Tag der regeneratorischen Tätigkeit erstreckte. An ihm spielen sich, wie schon gesagt wurde, vermutlich jene internen Vorgänge ab, die möglicherweise überhaupt bestimmend für das Eintreten der Regulation sind. — Trotzdem verlief auch hier die Regeneration der Hauptwurzel normal in drei Tagen[2]).

Durch diesen Versuch ist wohl ganz einwandfrei bewiesen, daß durch die reproduktive Ersatztätigkeit eine normale Regeneration

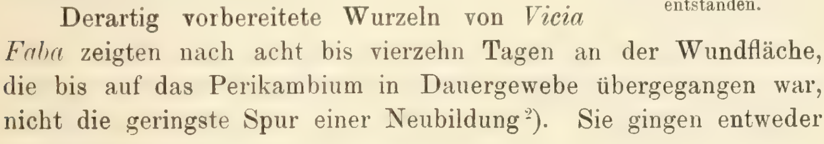
1) Druck- und Arbeitsleistung 1893, p. 357.

2) Anschließend an obige Tatsachen möchte ich übrigens noch erwähnen, daß auch die Regeneration der Wurzel von *Allium cepa* nicht durch die reichliche Entwicklung der übrigen Nebenwurzeln (1. Ordnung) unterdrückt wird.

der Wurzelspitze nicht unterdrückt werden kann. Allerdings ist damit noch nicht gesagt, daß auch dort, wo es vielleicht zur Realisierung des Regenerationsgeschehens einer größeren Kraftleistung des Organismus bedurfte, ebensowenig ein Hemmnis in der Ersatztätigkeit zu suchen sei.

So konnte es doch nicht umgangen werden, eine direkte Lösung unserer Frage zu erreichen, ein Versuch, der, wie ich schon bemerkte, resultatlos verlief. Trotzdem soll er in Kürze skizziert werden.

Zur Verwendung konnten nur die Wurzeln der Dikotylen kommen, während diejenigen der Monokotylen, welche in der Regel kein sekundäres Dickenwachstum aufweisen[1]), also auch kein Kambium bilden, natürlich für den Versuch nicht brauchbar sind. Die Versuchsanstellung mußte darauf hinauszielen, an den Flanken der betr. Wurzeln jegliche Reproduktion zu unterdrücken, während der Wundfläche selbst Raum zur Weiterentwicklung gelassen wurde. Wieder wurde die Methode des Eingipsens angewandt, nur hier mit der Variation, daß beim Gießen der ersten Gipsplatte als Verlängerung der um 2—3 mm dekapitierten Wurzeln ein gleich starkes Glasstäbchen eingelegt wurde. Letzteres mußte vor dem gänzlichen Erhärten des Gipses wieder vorsichtig entfernt werden. Es entstand so direkt in der Verlängerung der Wurzel eine Röhre, in welcher diese sowohl bei der noch folgenden geringen Streckung vorstoßen konnte, als auch Platz für etwaige regeneratorische Tätigkeit an der Schnittfläche behielt. Natürlich erhielt diese Platte wieder die bekannte Umhüllung durch eine zweite Gipslage und wurde wie gewöhnlich behandelt.



Längsschnitt durch die Ansatzstelle einer in einer Gipsröhre entstandenen reproduz. Nebenwurzel von *Vicia Faba*, die die Wundfläche (W) beiseite gedrängt hat (Vergr. 10). a = Haupt-, b = Nebenwurzel. Die Spalte x ist durch die starke Biegung entstanden.

Derartig vorbereitete Wurzeln von *Vicia Faba* zeigten nach acht bis vierzehn Tagen an der Wundfläche, die bis auf das Perikambium in Dauergewebe übergegangen war, nicht die geringste Spur einer Neubildung[2]). Sie gingen entweder

1) Vgl. De Bary, Vergl. Anatomie, Leipzig 1877, p. 636.

2) Übrigens ist unter gewissen Bedingungen eine Kallusbildung an der Schnittfläche möglich. Auch kann dieselbe erst dann einsetzen, sobald das sekundäre Dickenwachstum der Wurzel begonnen hat.

allmählich — nach ca. drei Wochen — zugrunde, oder es waren in den meisten Fällen ein oder zwei Seitenwurzelanlagen ausgewachsen, die nach Beiseitedrängen der Hauptwurzel die Richtung dieser einnahmen.

Entsprang eine solche Wurzel sehr nahe der Wundfläche, so ergaben sich Fälle, die bei oberflächlicher Betrachtung einer Regeneration täuschend ähnlich waren, da die neue Wurzel direkt eine Fortsetzung der Hauptwurzel zu bilden schien. Bei der anatomischen Untersuchung zeigte sich allerdings, wie dies Bild zustande gekommen war. Die junge Nebenwurzel, welche dicht an der Wundfläche inseriert war, hatte diese an ihrer Peripherie durchbrochen und sie dann beiseite gedrängt, sodaß dieselbe später nur als kleine Narbe (W) an der Flanke sichtbar war (vergl. vorstehende Figur).

Es war also auf diese Weise nicht möglich, die Frage zu lösen, warum trotz Vorhandenseins eines Komplexes embryonaler Zellen eine Regeneration nicht eintritt.

III. Ausblick auf den Verlauf der Regeneration.

Greifen wir nun noch einmal auf die Regeneration der dekapitierten Wurzeln im engeren Sinne zurück und betrachten nur den Verlauf derselben — vorläufig mit Außerachtlassung der speziellen anatomischen Verhältnisse — so treten uns einige interessante Tatsachen während desselben entgegen. Es zeigte sich nämlich, daß der Prozeß aus verschiedenen Phasen besteht, die, wenn sie auch je nach der Schnelligkeit des gesamten Regenerationsverlaufes mehr oder weniger verknüpft erschienen, in ihrer Spezifität stets von einander zu trennen sind.

Die erste Phase erstreckt sich meist auf den ersten Tag nach der Dekapitation und erreicht ihr Ende mit der Einleitung des Regenerationsprozesses. Während derselben spielen sich vermutlich eine Reihe jener internen Vorgänge ab, mit denen der Organismus der Pflanze auf gewaltsame äußere Eingriffe zu antworten pflegt. Es kommt hier neben dem Wundshock hauptsächlich die Kette von Aktionen in Betracht, welche zum Endziel die Auslösung der Regulation haben. In Anlehnung an die Nomenklatur anderer Reizvorgänge bezeichne ich daher diese Phase als Reaktionszeit. Ihre Dauer pflegt auch bei sehr differenten Tempera-

turen ziemlich konstant zu bleiben. Ihr Ende erreicht diese Reaktionszeit, wie schon gesagt wurde, mit dem Beginn der neuen Zellteilungen[1], welche die Realisierung des Regenerationsgeschehens einleiten.

Die zweite Phase ist charakterisiert durch die besprochene Längsteilung des Perikambiums. Sie ist von den folgenden Zellteilungsvorgängen getrennt, also als Einzelphase zu betrachten. Ihre unumgängliche Notwendigkeit in diesem ganzen Regenerationsverlauf glaube ich zur Genüge bei der Schilderung der histologischen Details dargelegt zu haben.

Erst nach diesen typischen Längsteilungen, die übrigens nur wenige Stunden beanspruchen, beginnt gleichzeitig mit den beschriebenen Bogenteilungen der Perikambialzone jene rege Teilungstätigkeit im Zentralzylinder, welche dann zur Bildung einer meristematischen Zone und aus dieser in letzter Linie zur Anlage des neuen Vegetationspunktes führt.

Diese letzteren Vorgänge sind, wenn auch gelegentlich die Bogenteilungen als das Primäre erscheinen, nicht von einander trennbar, müssen daher als dritte Phase des Regenerationsprozesses — diejenige der definitiven Ausgestaltung — aufgefaßt werden. Dieselbe ist infolge ihrer mannigfachen Differenzierungsvorgänge am meisten von Wachstumsbedingungen abhängig und kann, wenn diese ungünstig sind, wohl sehr in die Länge gezogen werden. Doch findet sie stets ihren Abschluß, sofern die Gesamttätigkeit der Wurzel nicht überhaupt gefährdet wird. Ein Beispiel hierfür war der oben registrierte Regenerationsverlauf der dekapitierten Wurzeln von *Lupinus*, welche bei 4° C. kultiviert wurden. In diesem Fall nahm die dritte Phase über zehn Tage in Anspruch.

So läßt sich denn dieser scheinbar sehr verwickelte Regenerationsprozeß in einzelne Abschnitte zerlegen und insofern ein gewisser Einblick in denselben gewinnen. Wenn auch durch diese Analyse nicht jene letzten Differenzierungsvorgänge, welche zur endgültigen Ausgestaltung des Regenerates führen, aufgehellt sind, so gestattet sie uns wenigstens die Einleitung der Reaktion, sowie die Inaktivierung der nicht mehr meristematischen Gewebe zu verfolgen[2].

---

1) Ich sehe dabei von der fast gleichzeitig beginnenden Epidermisbildung ab, welche mit der eigentlichen Regeneration ja in keinem direkten Zusammenhang steht, sondern lediglich den Abschluß der lebenstätigen Zellen gegen den Wundrand bezweckt.

2) Vorliegender Versuch einer Analyse des Regenerationsprozesses wurde in Anlehnung an einen ähnlichen, von Driesch (Organ. Regulationen, 1901, p. 44 u. f.) für

IV. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

Übersehen wir zum Schlusse noch einmal die Resultate der vorliegenden Studien, so ergeben sich aus denselben folgende Hauptpunkte:

Wie bereits Prantl feststellte, vermögen die Wurzeln der Phanerogamen bei Dekapitation von $^1/_2$—$^3/_4$ mm ihre Spitze in kurzer Zeit vollkommen zu regenerieren. An dieser Regeneration nehmen in nächster Nähe des ehemaligen Vegetationspunktes sämtliche Gewebe des Zentralzylinders teil, während allmählich weiter basalwärts diese Regenerationsfähigkeit des Zentralzylinders von innen nach außen immer mehr abnimmt, bis sie nur auf einige wenige Zellen breite Zone am Perikambium beschränkt bleibt.

So ergeben sich zwei Arten der Regeneration, eine direkte und eine partielle.

Erstere geht, wie schon ihr Name andeutet, direkt aus allen Geweben des Zentralzylinders hervor, welche bis kurz vor einem letzten — zur Neubildung des Vegetationspunktes führenden — Differenzierungsvorgang noch vollkommen ihren Charakter erkennen lassen. Diese Regenerationsart wird nicht, wie Prantl annahm, durch eine dazwischen liegende Kallusbildung vermittelt.

Die Epidermis wird stets aus dem Rindengewebe gebildet.

Die zweite Art der Regeneration, von mir als partiell bezeichnet, da sie nur von einem Teil der Wundfläche aus ihre Entstehung nimmt, ist wohl mit der von Prantl prokambial genannten identisch, war von diesem Autor jedoch noch nicht klar erkannt. Sie geht, wie ich feststellen konnte, stets aus einem Ringwalle hervor, welcher durch Auswachsen des Perikambiums sowie der äußeren Schichten des Zentralzylinders mit gelegentlicher Teilnahme der Endodermis gebildet wird. Wir können diesen Ringwall, da in ihm der Charakter der einzelnen Zellzüge bald verwischt wird, wohl als Kallusbildung bezeichnen. In der Folge wird durch

die tierische Regeneration aufgestellten, unternommen. Die von diesem Autor unterschiedenen beiden Hauptphasen, die der Anlage und der Ausgestaltung, konnten dagegen hier nicht beibehalten werden, da eine Anlage im dort gebrauchten Sinne — eine indifferente Masse (Bildungsmaterial), also Kallus bei Pflanzen — hier kaum produziert wird. Bei der partiellen Regeneration, wo eine Kallusbildung in geringem Maße auftritt, kann sie nicht von der Ausgestaltung getrennt werden, da sie direkt in diese übergeht. Dagegen würde diese Einteilung sich für die große Zahl jener Neubildungen als brauchbar erweisen, die erst einer embryonalen Gewebebildung bedürfen, bevor die betr. Organe erzeugt werden können (vergl. Wiesner, Elementarstruktur 1892, p. 98).

Zusammenwachsen desselben auch hier ein einheitlicher Vegetationspunkt gebildet, oder es kommt zur Bildung von mehreren Spitzen.

Mehrere Vegetationspunkte entstehen dann, wenn die Wurzel dort dekapitiert wurde, wo die Regenerationsfähigkeit des Zentralzylinders ihre äußerste Grenze erreicht, es also nur zur Bildung eines sehr schmalen Ringwalles kommt. Bedingt ist diese bisher unaufgeklärte Erscheinung durch Störung der Kontinuität der Perikambialzone, entweder infolge des Erlöschens der Teilungsfähigkeit einzelner Partien derselben, oder durch Absterben einzelner Zellkomplexe infolge mechanischer Eingriffe; eine Tatsache, die experimentell bewiesen werden konnte.

Direkte wie partielle Regeneration werden stets durch eine charakteristische Längsteilung des Perikambiums eingeleitet, welche das Primäre dieses Prozesses darstellt. Erst später folgen in sichtbarer Trennung hiervon die zur Ausgestaltung des Regenerats führenden Differenzierungsvorgänge.

So lassen sich also drei Phasen des Regenerationsverlaufes unterscheiden. Eine Reaktionszeit bis zur Auslösung des Regenerationsgeschehens, die Einleitung desselben durch die Teilungen im Perikambium, und endlich die definitive Ausgestaltung des Regenerats.

Von allen Geweben des Zentralzylinders ist, wie aus dem gesagten hervorgeht, das Perikambium das bei weitem Notwendigste. Durch seine Gegenwart scheint die regeneratorische Tätigkeit des Pleroms ausgelöst zu werden; natürlich nur insofern noch die Befähigung zu einer solchen vorhanden ist. Wird nämlich das Perikambium künstlich entfernt, so tritt auch in den Fällen, wo sonst das ganze Plerom tätig zu sein pflegte, nie eine Regeneration ein. Es kann also in diesem Falle die doch vorhandene Regenerationsfähigkeit des Pleroms von der Pflanze nicht ausgenutzt werden.

Bei stärkerer Dekapitation der Wurzel um 1—3 mm tritt keine Regeneration mehr ein, sondern es kommt nur zur reproduktiven Nebenwurzelbildung. Entsteht eine einzelne Nebenwurzel sehr nahe der Wundfläche, so kann dieser Ersatz später einer echten Regeneration täuschend ähnlich sehen.

Wie eine Regeneration dekapitierter Wurzeln ist auch eine solche von gespaltenen möglich, führt aber, wie schon Prantl und Lopriore angaben, nur in den dem Vegetationspunkte benachbarten Partien zur vollkommenen Regeneration. Weiter rückwärts dagegen kommt es infolge der zu weit vorgeschrittenen Differenzierung der

Gewebe nur zu einer die neue Epidermis und das Rindengewebe erzeugenden Kallusbildung. — Endlich tritt in noch entfernteren Teilen nur eine oberflächliche Verkorkung der Wundränder ein. — Wir sehen also, daß hier bei partieller regeneratorischer Tätigkeit doch keine vollkommene Regeneration, wie sie sich in gleichen Fällen bei dekapitierten Wurzeln ergibt, eintreten kann.

Was nun die Bedingungen der Regeneration anbetrifft, so konnte festgestellt werden, daß sie mit denen des Wachstums im allgemeinen übereinstimmen, was Temperatur, Kulturmedium usw. anbetrifft. So konnte zB. durch Anwendung von niederer Temperatur die Regenerationsdauer sehr in die Länge gezogen werden (14 Tage). Dagegen kann dieselbe anderseits auch dann nicht unter eine gewisse Zeitdauer (60 Stunden) herabgedrückt werden, wenn durch weitere Temperatur-Steigerung noch eine starke Zunahme des Wachstums zu erreichen wäre. Eine Ausnahme bildet die Regeneration von *Zea Mays* in 3/4 % Ätherwasser, wo bei sehr schwachem Wachstum die Dauer derselben fast mit der — der betreffenden Temperatur entsprechenden — normalen Regenerationszeit übereinstimmt.

Eine vollkommene mechanische Hemmung der Regeneration durch Gipsverband vernichtet nicht die Regenerationsfähigkeit der Gewebe, sofern die Gesamttätigkeit der Wurzel nicht gestört wird. In keinem Fall erfuhren die an den Wundrand grenzenden Gewebe eine Umwandlung in Dauergewebe.

Auch bei Inversstellung verläuft die Regeneration normal, zuweilen mit geringer Verzögerung. Ebenso ist das Regenerat normal bis auf die etwas abweichende Form der Wurzelhaube.

Von Wichtigkeit ist endlich die Feststellung der Tatsache, daß eine in nächster Nähe der Wundfläche künstlich hervorgerufene starke Nebenwurzelbildung nicht die mindeste Hemmung auf den Verlauf der Regeneration ausübt.

Vorliegende Untersuchungen wurden im Winter 1902/1903 und im Sommer 1903 im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Ich möchte es mir auch an dieser Stelle nicht versagen, Herrn Geheimrat Prof. Pfeffer für die vielfachen Anregungen und die stete Unterstützung, welche er mir während des Verlaufes meiner Arbeiten zuteil werden ließ, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Leipzig, November 1903.



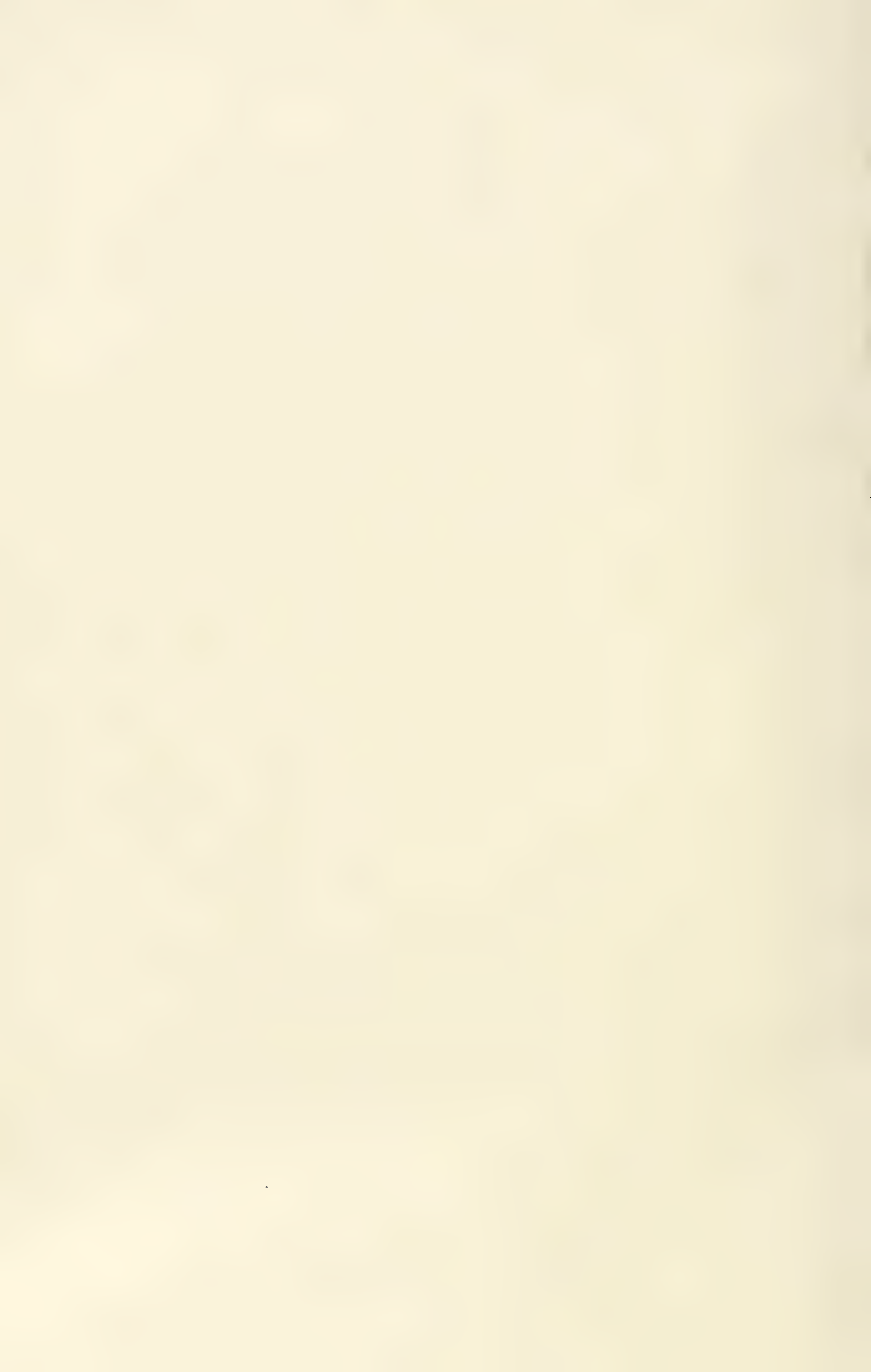


Taf. I.

4a

3a

3b



Figuren-Erklärung.

Sämtliche Figuren sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat entworfen. Es bedeutet: C = Zentralzylinder, E = neue Epidermis, Ed = Endodermis, G = Gefäßzellen-Initialen, H = prov. Wurzelhaube, Pc = Perikambium, R = Rinde.

Tafel I.

Fig. 1a. Längsschnitt durch eine Wurzel von *Zea Mays*. Direkte Regeneration. 2½ Tage alt. (Vergr. 42 ×.)

Fig. 1b. Das abgetönte Stück von 1a = 240 × vergr. a = Bogenteilungen, b = Längswände in den Gefäßzellen-Initialen, c = Längsteilungen in der Rinde, d = geneigte Wände, welche die spätere bogige Anordnung der Reihen ergeben.

Fig. 2. Die Hälfte eines Längsschnittes durch eine Wurzel von *Zea Mays*. Partielle Regeneration. 3 Tage alt. (Vergr. 240 ×.) E = treppenförmige neue Epidermis, i = innere Zellen des Ringwalles, die bereits zu hypertrophieren beginnen.

Fig. 3a. Längsschnitt durch eine Wurzel von *Zea Mays*, ebenfalls partielle Regeneration zeigend, 3 Tage alt (vergr. 42 ×).

Fig. 3b. Das abgetönte Stück von 3a stärker (240 ×) vergrößert. Die Bildung des neuen Vegetationspunktes ist bereits weiter als in Fig. 2 vorgeschritten.

Fig. 4a. Querschnitt durch eine Wurzelhälfte von *Zea Mays*, 2 Tage nach der Spaltung. Dieselbe würde eine unvollkommene Regeneration ergeben (vergr. 42 ×).

Fig. 4b. Das abgetönte Stück von 3a = 240 × vergr., unten die neue Epidermis, links die alte. Bei X würde sich bei vollkommener Regeneration das Meristem ansetzen.

Über die Regeneration der *Araucaria excelsa*.

Von

Hermann Vöchting.

Mit 3 Textfiguren.

Praktischen Züchtern ist lange bekannt, daß Pflanzen mit Verzweigungs-Systemen, deren Glieder verschieden gebaut sind, sich durch diese vegetativ nicht immer gleichartig vermehren lassen, daß die aus den verschiedenen Sprossen hergestellten Stecklinge vielmehr Pflanzen von verschiedener Tracht liefern. Vor allen zeichnen sich durch diese Eigenschaft manche Koniferen mit geschlossenem, symmetrischem Wuchse, mit vollkommen monokormischem System, aus[1]). Die Gattung *Araucaria* gewährt besonders merkwürdige Beispiele. Aus den mancherlei Beobachtungen und Versuchen, die wir seit Jahren an diesen Pflanzen angestellt haben, sei hier einiges über die Regeneration der *Araucaria excelsa* mitgeteilt.

Wie jedermann weiß, ist bei dieser Art die radiär gebaute Hauptachse mit quirlig gestellten Seitengliedern erster Ordnung besetzt, deren Zahl im basalen Teile der Achse 3–4, weiter oben 4—6, zuweilen selbst 7 beträgt. Die Seitenachsen 1. Ordnung haben bilateral-symmetrischen Bau; ihre Seitenglieder, die der 2. Ordnung, stehen in zwei Reihen rechts und links, meistens alternierend, seltener zu je zweien auf derselben Höhe. Füllglieder zwischen den Zweigen der Hauptachse, kleine Sprosse auf der Ober- oder Unterseite der Seitenglieder 1. Ordnung, wie sie bei *Abies Nordmanniana* und manchen andern Arten vorkommen, fehlen gänzlich.

1) E. A. Carrière, Traité général des Conifères. Paris, 1855, p. 581 ff. — L. Beißner, Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin 1891, p. 511 ff.

Alle drei Achsenformen haben unbegrenztes Wachstum. Mit der Verschiedenheit im Bau hängt die Eigenschaft zusammen, daß die Seitenglieder 1. Ordnung sich nicht in Hauptachsen verwandeln können. Entfernt man den Scheitel einer solchen, so erhebt sich keine der Seitenachsen, um das fehlende Endglied zu ersetzen, wie es bei *Picea* und *Abies* geschieht. Wohl aber ist die Hauptachse imstande, aus Blattachseln am Scheitel ihres stehen gebliebenen Teiles eine oder mehrere Tochterbildungen von der ihr eigenen Form zu erzeugen. Durch diese wird dann der durch den Eingriff verursachte Mangel ergänzt, das gestörte morphotische Gleichgewicht wiederhergestellt. Von der eben angegebenen Regel kommen nur sehr selten Ausnahmen vor. Eine solche beschreibt Carrière[1]). An dieser Pflanze, der die Ersetzung der entfernten Hauptachse dauernd versagt wurde, erhob sich eins der Seitenglieder 1. Ordnung, erzeugte von einer gewissen Höhe anstatt der einzeln und zweizeilig gestellten Glieder 2. Ordnung zunächst je drei auf gleicher Höhe stehende Seitenachsen 1. Ordnung, und darauf einen Scheinquirl mit vier Gliedern. Diese Entwicklung hatte das Objekt erreicht, als es beschrieben und gezeichnet wurde.

Über einen zweiten Fall berichtet Dr. Roß[2]). In einem Garten zu Palermo fand er eine Pflanze der *Araucaria excelsa*, an der die weit ausladenden Zweige die interessante Erscheinung zeigten, sich senkrecht aufzurichten und zu Wipfeltrieben auszubilden, sodaß man sie zur Vermehrung hätte verwenden können. Von dieser Pflanze wurden Abbildungen vorgelegt.

Von weiteren Ausnahmen ist uns bisher keine Kunde geworden. Wir selbst haben solche Erscheinungen niemals wahrgenommen.

Die Hauptachse vermag also aus Blattachseln ihresgleichen, d. h. radiär gebaute Glieder, hervorzubringen. Um dies herbeizuführen, bedarf es aber der Störung des morphotischen Gleichgewichtes des Systems durch Entfernung ihres Scheitels.

Beraubt man eine Seitenachse 1. Ordnung ihres Scheitels, so wird er ebenfalls durch eine Tochterbildung gleicher Art ersetzt. Auch hier geschieht dies durch Neubildung aus einer Blattachsel in der Nähe der Schnittfläche; niemals verwandelt sich ein schon vorhandenes terminales Seitenglied 2. Ordnung in ein solches von 1. Ordnung. Statt eines bilateral gebauten Gliedes können deren

1) E. A. Carrière, Phénomène présenté par un *Araucaria excelsa*, *Revue horticole*. 57. Année Paris 1885, p. 272.

2) Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft, 1901, p. 16.

auch zwei einander gegenüber entstehen. Eine Pflanze, an der dieser Vorgang an mehreren Seitenachsen eingetreten war, gewährt einen etwas befremdenden Eindruck.

Das eben Gesagte gilt jedoch mit einer Einschränkung. An den Seitensprossen 1. Ordnung ist das basale, etwa 5 cm lange Ende stets frei von Seitengliedern 2. Ordnung. Dieses Stück, das normal keine solchen Organe bildet, vermag sie auch nach Verletzungen nicht zu erzeugen. Es stirbt ab, wenn man den die Seitenglieder tragenden Teil gänzlich entfernt.

Schneidet man endlich den Scheitel eines Seitensprosses 2. Ordnung ab, so wird auch dieser dadurch ergänzt, daß aus einer oder aus zwei Blattachseln in der Nähe der Schnittfläche Seitenglieder 2. Ordnung hervorgehen.

Wir gewahren also an den Sprossen unserer Pflanze die merkwürdige Tatsache, daß die drei verschiedenen Formen nach Entfernung des Scheitels aus älteren Blattachseln stets nur die gleichnamigen Glieder erzeugen. — Nur unter normalen Verhältnissen gehen aus einzelnen Blattachseln am Vegetationspunkte der Hauptachse Seitensprosse 1. Ordnung, am Scheitel der Seitenglieder 1. Ordnung solche der 2. Ordnung hervor. Hierin offenbaren sich besonders deutlich die inneren Wechselbeziehungen, die zwischen den Gliedern bestehen und den symmetrischen, geschlossenen Wuchs des Ganzen bewirken.

Damit wenden wir uns zu den Regenerations-Erscheinungen. Abgeschnittene Teile der Hauptachse unserer *Araucaria* bewurzeln sich ziemlich leicht. Darauf beruht das gewöhnlich angewandte Verfahren zur Vermehrung der Pflanze. An Sämlingen sind die ersten Quirle an Seitensprossen arm, sie führen deren nur zwei oder drei; die vier-, fünf- und mehrgliedrigen Quirle entstehen erst in höherer Region. Will man Pflanzen haben, die vom Boden an mit reichen Wirteln besetzt sind, so verwendet man die Scheitelenden der Hauptachse aus der höheren Region als Stecklinge. Fast alle von den Händlern gebotenen, durch ihren Reichtum an Gliedern und ihre regelmäßige Gestalt ausgezeichneten, dem Auge gefälligen Pflanzen sind so entstanden. Die Züchter gehen von Sämlingen aus, die aus dem Süden bezogen werden. Hat der Scheitel die erforderliche Eigenschaft erlangt, so wird er als Steckling benutzt. Unter der Schnittfläche entstehen meist zwei oder mehrere Ersatzsprosse, die, nachdem sie den nötigen Umfang erreicht haben, wieder abgeschnitten werden. Ihre Entfernung ruft

die Bildung neuer Glieder hervor, die man wiederum verwendet. Die alte Samenpflanze wird so zu einem Mutterstock, der viele Jahre erhalten werden und einem ganzen Geschlecht den Ursprung geben kann.

Aber auch abgeschnittene Seitenglieder 1. Ordnung sind fähig, sich zu bewurzeln. Dies wurde zuerst von Züchtern wahrgenommen, die bei ihren Versuchen offenbar von der Erwartung ausgingen, daß sich solche Stecklinge zu radiär gebauten Hauptachsen gestalten würden. Da beobachtete man nun die überraschende Tatsache, daß sie das Wachstum fortsetzten, welches ihnen im System eigen ist: sie blieben bilateral und bildeten höchst seltsame Gestalten. Da aber solche Objekte zum Verkaufe nicht taugen, so gab man diese Vermehrungsart wieder auf. Wohl hat man wiederholt empfohlen, solche Pflanzen als Unterlagen für radiär gebaute Hauptachsen zu benutzen. Soviel uns bekannt, ist dieses



Figur 1.

Verfahren jedoch wenig angewandt worden, und dürfte sich nur unter besonderen Umständen als vorteilhaft erweisen. — Unsere Figur 1 gibt das Bild eines solchen Objekts, das fast sechs Jahre alt ist.

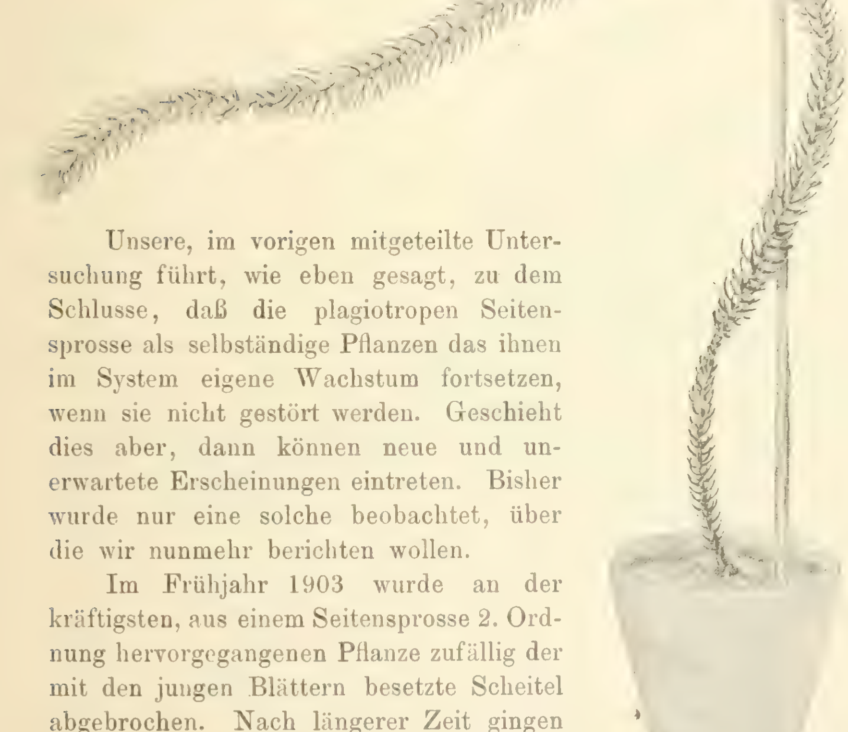
Die öftere Erwägung des merkwürdigen Verhaltens unserer Pflanze legte die Frage nahe, ob sich auch die Seitenglieder 2. Ordnung zur Regeneration verwenden ließen, ob sie sich bewurzeln könnten und ob auch sie ihre Wachstumsweise bewahrten. Um hierüber Klarheit zu erlangen, wurden im Hochsommer kräftige Sprosse der genannten Form als Stecklinge unter die zur Bewurzelung günstigen äußeren Bedingungen gebracht. Der Versuch

wurde im Kalthause angestellt, in dem aber im Sommer zeitweise sehr hohe Temperatur herrschte. Die Triebe blieben frisch, bildeten an der Schnittfläche Kallus von roter Farbe, bis zum Winter aber keine Wurzeln. In diesem Zustande verharrten sie bis gegen Ende Februar. Um diese Zeit fand sich bei erneutem Untersuchen, daß eine Anzahl der Sprosse Wurzeln erzeugt hatte. Aus dem Kallus war je eine kräftige Wurzel hervorgegangen, die durch ihre große Brüchigkeit auffiel und daher sehr vorsichtig zu behandeln war. Im weiteren Wachstum verhielten sich diese Stecklinge verschieden. Die einen bildeten an ihrem Scheitel einige kurze Blätter und verharrten dann bis zur nächsten Vegetationsperiode in Ruhe. Nun erzeugten sie wieder einige Blätter, standen danach wieder in der Entwicklung still und so fort mehrere Jahre. Im Boden brachten sie dagegen ein Wurzelsystem hervor, dessen bedeutender Umfang den oberirdischen Teilen durchaus nicht entsprach. Die ältesten dieser Individuen sind jetzt reichlich sechs Jahre alt; ihr Aussehen ist kränklich und die Scheitel beginnen abzusterben.

So die einen Sprosse. Die andern unterschieden sich dadurch, daß sie ihren Scheitel kräftiger entwickelten, im ersten Jahre einen kurzen, in den folgenden Sommern immer längere Zuwachse bildeten. Die letzten fielen durch ihre Stärke, durch die Größe und dunkelgrüne Farbe ihrer Blätter auf. Wie an der Mutterpflanze hielten sie auch unter den neuen Verhältnissen anfangs horizontale Richtung ein; später neigten sie sich mehr und mehr abwärts. Befestigte man sie in aufrechter Stellung, so nahmen die neuen Teile bald die geneigte Lage wieder an. Unsere Abbildung 2 zeigt eine solche Pflanze, die im sechsten Jahre steht.

Aus unsern Versuchen geht hervor, daß die verschiedenen Sproßformen der *Araucaria excelsa*, wenn von der Mutterpflanze getrennt und als Stecklinge behandelt, sich zu bewurzeln und als selbständige Individuen zu leben vermögen. Sofern sie nicht durch besondere Eingriffe in ihrem Wachstum gestört werden, bewahren sie darin alle Eigentümlichkeiten, die sie im System zeigen. Unsere Art kann uns also in Individuen von dreierlei Gestalt gegenübertreten, die so verschieden sind, daß man sie ohne Kenntnis ihres Ursprunges schwerlich als Glieder einer Art betrachten würde. Die Bildung der plagiotropen Formen ist aber bloß auf vegetativem Wege möglich; bei der geschlechtlichen Fortpflanzung wird nur die normale Gestalt mit radiärer Hauptachse erzeugt. Gern möchte

man das Verhalten der plagiotropen Formen in geschlechtlicher Hinsicht verfolgen, allein die Art blüht, wie bekannt, in den Gärten nicht. Die Blüten entstehen an kurzen Seitensprossen. Gehen diese nun auch aus den plagiotropen Individuen oder nur aus solchen mit radiärer Hauptachse hervor? In der Heimat der Pflanze, auf den Norfolk-Inseln, angestellte Versuche würden diese, einiges Interesse gewährende, Frage entscheiden.



Figur 2.

Unsere, im vorigen mitgeteilte Untersuchung führt, wie eben gesagt, zu dem Schlusse, daß die plagiotropen Seitensprosse als selbständige Pflanzen das ihnen im System eigene Wachstum fortsetzen, wenn sie nicht gestört werden. Geschieht dies aber, dann können neue und unerwartete Erscheinungen eintreten. Bisher wurde nur eine solche beobachtet, über die wir nunmehr berichten wollen.

Im Frühjahr 1903 wurde an der kräftigsten, aus einem Seitensprosse 2. Ordnung hervorgegangenen Pflanze zufällig der mit den jungen Blättern besetzte Scheitel abgebrochen. Nach längerer Zeit gingen aus zwei Blattachseln unterhalb der Bruchfläche Knospen hervor, die an der horizontal gerichteten Achse einander gegenüber auf der rechten und linken Seite standen. Man erwartete, daß diese Knospen wie bei Verletzungen an der Mutterpflanze sich zu Seitensprossen 2. Ordnung gestalten würden. In der Tat geschah dies von der einen, *a* in Fig. 3, die zweite aber, *b*, verhielt sich zu unserer Überraschung ganz anders. Sie erzeugte an ihrer Basis

zunächst zwei Seitenknospen, die nach oben und unten gewandt waren und miteinander einen Winkel von etwa 180° bildeten (Fig. 3, I u. II). Hiernach brachte der Sproß auf seiner Oberseite eine weitere Knospe hervor, die um annähernd 30° von der Vertikalen abwich (III); darauf folgten nacheinander zwei Knospen auf den Horizontalseiten des Sprosses; die eine fiel fast genau in die Horizontalebene, die andere stand um 20° darunter. Die nun sich anschließende Knospe entsprang fast genau der Mitte der Oberseite; in der Figur ist sie, um Undeutlichkeit zu vermeiden, nicht wiedergegeben. Alle weiteren bis zum Abschlusse der Vegetationsperiode angelegten Knospen gehörten den beiden Horizontalseiten an. Die Entwicklung der Knospen entsprach dem Alter der Anlagen. Das letzte Ende des Sprosses mit seinen eben hervortretenden Seitenbildungen glich durchaus einem gewöhnlichen Seitentriebe 1. Ordnung, und wird sich in Zukunft ohne Zweifel als ein solcher verhalten.



Figur 3.

Die eben beschriebene auffallende Verzweigung läßt sich vielleicht in folgender Art deuten.

An einer normalen aufrechten Hauptachse entstehen die Seitenachsen 1. Ordnung aus inneren Ursachen quirlförmig in gewissen Abständen. Diese Seitenachsen bilden in einiger Entfernung von der Ansatzstelle zwei Reihen von Seitengliedern, die den Hori-

zontalseiten entspringen. Mit gutem Grunde darf man annehmen, daß diese Stellung durch äußere Krafte, besonders die Schwerkraft und das Licht, wenn nicht gänzlich verursacht, so doch jedenfalls mitbewirkt wird.

So die normalen Verhältnisse. An unserer anomalen Pflanze entsteht am Ende einer horizontal gerichteten Achse 2. Ordnung ein Seitensproß 1. Ordnung, dessen Seitenglieder aber nahe über seiner Basis entspringen. Wenn auch nicht den Achseln der Vorblätter angehörend, verhalten sie sich doch in ihrer Stellung wie Vorblattknospen: sie stehen rechts und links von der Tragachse, hier also oben und unten. Da der Sproß sich nicht oder doch nicht genügend zu drehen vermag, so wird durch den Einfluß der äußeren Kräfte der Ort der neuentstehenden Glieder allmählich verändert, bis endlich die gewöhnliche zweizeilige horizontale Ordnung erreicht ist. Daß diese nicht schon bei den ersten Gliedern eintritt, weist auf innere Widerstände hin, die ortsbestimmend wirken und die erst langsam überwunden werden können.

Ob diese Deutung richtig ist, wird sich erst durch weitere, demnächst anzustellende Versuche mit dem Klinostat entscheiden lassen. Diese werden vor allem auch zu zeigen haben, ob unser Objekt nur eine seltene Ausnahme oder eine unter denselben Bedingungen wiederkehrende Erscheinung bildet. Durch sie wird ferner die naheliegende Frage zu beantworten sein, ob eine aus einem Seitensprosse 1. Ordnung hergestellte Pflanze nach Entfernung des primären Scheitels eine radiäre Hauptachse erzeugen kann. Dies ist zwar sehr unwahrscheinlich, allein das Verhalten unserer Achse 2. Ordnung läßt die Sache doch als möglich erscheinen. Auch ist wohl zu beachten, daß die aus Seitensprossen 1. Ordnung gebildeten Pflanzen, wenn auch nicht am ungestört wachsenden Scheitel, so doch aus dem basalen Kallus, dem die Wurzeln entspringen, radiäre Hauptachsen hervorbringen können. Bei unseren Versuchen kam dies zwar bisher nicht vor; die Angaben der Züchter aber lauten so bestimmt[1]), daß an ihrer Richtigkeit zu zweifeln um so weniger begründet wäre, als andere ähnliche Tatsachen durchaus dafür sprechen. Auf diese werden wir alsbald zurückkommen.

---

1) So bemerkt Beißner (Handbuch der Nadelholzkunde, p. 513): „Zweigsteckling bleiben dauernd einseitig, in seltenen Fällen glückte es, an bewurzelten Zweigstecklingen von *Araucaria excelsa* durch Niederbinden aus einer Adventivknospe des Kallus einen Sproß zu erziehen, der als Hauptachse eine normale Pflanze bildete."

Knüpfen wir nunmehr an das Verhalten unserer *Araucaria* eine kurze vergleichende Betrachtung.

Sieht man von den zahlreichen Koniferen mit ähnlichen Wuchsverhältnissen ab, so ist hier zunächst der Epheu zu nennen. Seit lange weiß man, daß die die Blütenstände erzeugenden Sprosse, wenn als Stecklinge benutzt, Verzweigungs-Systeme nur von derselben Sproßform hervorbringen. Sie bilden endlich kleine, aufrechte Bäumchen, an denen, wie es scheint, die kletternden Triebe niemals entstehen. Solche Bäumchen wurden schon zu Anfang der 60er Jahre des vorigen Jahrhunderts von Lackner in Berlin gezeigt[1]). In jüngster Zeit hat de Vries[2]) auf diese merkwürdigen Pflanzen von neuem aufmerksam gemacht und die Abbildung einer solchen gegeben.

Sodann haben wir hier der *Rhipsalis Saglionis, mesembryanthoides* und ähnlicher Arten zu gedenken. Die erste, von uns schon vor geraumer Zeit untersucht[3]), bildet lange peitschenförmige Glieder mit kräftiger Ausbildung des mechanischen Gewebes, die Stämmchen des Systems. An ihrem Scheitel entspringen kürzere Triebe, deren mechanische Ausstattung, wenn auch immer noch kräftig, so doch schwächer ist, als die der Langsprosse. Aus diesen kürzeren Gliedern gehen endlich ganz kurze, oft tonnenförmige Sprosse hervor, die ein reich entwickeltes Assimilationsgewebe, aber geringe mechanische Ausbildung aufweisen. Sie erfüllen die Aufgabe der Blätter im System, dessen wirkliche Blätter klein bleiben und meist früh verkümmern. An ihren Scheiteln bilden sie Tochtersprosse, aber lediglich ihresgleichen, niemals die langen Glieder, sodaß sie meist in Büscheln zusammenstehen.

Verwendet man die Langsprosse als Stecklinge, so erzeugen sie an der Basis Wurzeln, am Scheitel Langtriebe oder Mittelbildungen, die in der Folge Kurzsprosse hervorbringen. Hat das System einigen Umfang erreicht, dann entspringen gewöhnlich auch an der Basis der langen Triebe ihresgleichen, die Erneuerungssprosse, wie sie bekanntlich bei Sträuchern häufig auftreten. — Bildet man dagegen aus Kurztrieben Stecklinge, so gehen aus ihren Scheiteln nur ihresgleichen hervor, niemals Langsprosse. Diese entstehen zwar an solchen Pflanzen, aber stets in der Nähe der

1) L. Wittmack, Gedächtnisrede auf Karl Lackner. Gartenflora 1903, p. 6.
2) H. de Vries, Die Mutationstheorie, I. Band, Leipzig 1901, p. 32.
3) H. Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich, II. Bonn 1884, p. 68.

Basis neben den Wurzeln, wie die Erneuerungstriebe an den langen Gliedern. — Diese Beispiele leiten uns zu den rein blattartigen Sprossen, die an der Basis Wurzeln und Sprosse bilden, wenn sie diese überhaupt hervorzubringen vermögen.

Dasselbe gilt endlich für die große Mehrzahl der Blätter; auch sie erzeugen an der Basis bloß Wurzeln oder neben diesen auch Sprosse[1]).

Ein vergleichender Blick auf die verschiedenen angeführten Formen der Regeneration, besonders die der *Rhipsalis*, deutet darauf hin, daß die Angabe der Züchter richtig ist, nach der an der Basis der bilateralen Seitenglieder der *Araucaria* radiäre Hauptachsen entstehen können.

Die im vorstehenden mitgeteilten Tatsachen beweisen von neuem den zuerst von uns abgeleiteten Satz, daß die Art der Regeneration eines Gebildes in erster Linie durch seinen inneren Bau, durch seine Struktur, bestimmt wird.

Weitere Untersuchungen über *Araucaria excelsa* und verwandte Pflanzen sollen an anderem Orte besprochen werden.

Wir schließen diesen kurzen Aufsatz mit einer Bemerkung über die Natur der Regeneration. Dem von ihm angenommenen allgemeinen Standpunkte entsprechend hat Weismann[2]) versucht, sie als eine Anpassungserscheinung darzustellen. Er führt eine Reihe von Beispielen aus zoologischem Gebiete vor, die seine Ansicht zu stützen scheinen, deren nähere Erörterung wir aber um so mehr unterlassen dürfen, als Weismanns Schriften sich allgemeiner Verbreitung erfreuen. Morgan[3]) dagegen gelangt auf Grund seiner umfassenden vergleichenden Untersuchung zu dem Schlusse, daß Weismanns Ansicht unhaltbar sei. Er findet keinen Zusammenhang zwischen dem Vermögen der Regeneration und der Wahrscheinlichkeit, die für die Verletzung eines Gliedes im normalen Leben vorhanden ist. — Was die Pflanzen anlangt, so müssen wir uns auf die Seite Morgans stellen. Gewiß gibt es manche Fälle von Regeneration an Pflanzenteilen, deren Nutzen

1) l. c., I, Bonn 1878, p. 97 ff.

2) A. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892, p. 124 ff. — Tatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anatomischer Anzeiger, XV. Bd., 1899, Sonderabdruck. — Vorträge über Deszendenztheorie. Jena 1902, II, p. 1 ff.

3) H. Th. Morgan, Regeneration. New-York, 1901, p. 262 ff.

für die Erhaltung der Art klar vor Augen liegt. Wenn beim Reinigen der Wege, der Beete und des Rasens in Gärten oder wenn durch Tierfraß den Stöcken des *Taraxacum officinale* der Stengel und die oberen Wurzelteile genommen werden, und nun die im Boden erhaltenen Wurzelenden Adventivsprosse bilden und damit die verlorenen Organe ersetzen, so ist dies offenbar ein für die Erhaltung der Art nützlicher Vorgang. Allein in zahlreichen anderen Fällen ist von Nutzen in diesem Sinne nichts wahrzunehmen. Man betrachte unsere *Araucaria*. Würden in der Natur Seitensprosse 1. und 2. Ordnung durch einen Sturm vom Stamme getrennt, so würde ihnen ihre Fähigkeit, Wurzeln zu bilden, nicht nützen, da deren Erzeugung so lange Zeit erforderte, daß sie inzwischen zugrunde gingen. Gelänge ihnen aber, sich zu bewurzeln, so würden sie doch den Kampf ums Dasein mit der Umgebung nicht aufnehmen können und für die Erhaltung der Art bedeutungslos sein. Ähnlich verhält es sich mit den Blättern vieler Arten, die wohl Wurzeln, aber keine Sprosse bilden können. Was nützt ihnen dieses Vermögen, da sie, wenn in der Natur gewaltsam vom Stamme abgelöst, zugrunde gehen, bevor Wurzeln erscheinen? Und wenn diese rechtzeitig aufträten, so entständen doch nur mangelhafte Wesen, die für die Fortpflanzung der Art wertlos wären. Solche Tatsachen gestatten nicht, die Fähigkeit zur Regeneration als eine durch Naturzüchtung erworbene Eigenschaft aufzufassen.

Überblicken wir die sämtlichen an Teilen des Pflanzenkörpers gewonnenen Erfahrungen, so ergibt sich immer wieder unsere schon vor langer Zeit ausgesprochene Folgerung, daß in jedem größeren oder kleineren Komplex lebendiger Zellen, zuletzt in jeder Zelle, die inneren Bedingungen vorhanden sind, aus denen sich, unter geeigneten äußeren Faktoren, das Ganze aufbauen kann. Die Fähigkeit zur Regeneration ist demnach eine allgemeine Eigenschaft der lebendigen Substanz, ihr ebenso angehörend wie das normale Wachstum, von dem die Regeneration ihrem Wesen nach gar nicht zu trennen ist, und die beide von denselben Gesetzen beherrscht werden. Auf die Erklärung der Vorgänge einzutreten, ist hier nicht der Ort. Der Verfasser hat seine Ansicht darüber wiederholt ausgesprochen. Wenn eben gesagt wurde, das Vermögen der Regeneration könne nicht auf Naturzüchtung zurückgeführt werden, so soll das jedoch nicht heißen, daß es nicht nützlich wäre. Vielmehr ist es für das Individuum, mag dieses vollkommen oder un-

vollkommen, mag es für die Erhaltung der Art tauglich oder untauglich sein, eine der nützlichsten Einrichtungen, so nützlich und notwendig, daß wir uns die Lebewesen ohne diese Eigenschaft gar nicht existierend denken können. In der Regeneration offenbart sich mehr als wohl in irgend einer anderen Erscheinung das Streben des lebendigen Körpers nach Erhaltung seines Selbst, der dunkle Drang nach Leben, der Wille zum Leben nach Schopenhauers metaphysischem Ausdruck.



Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band XL.

Physiologische Bromeliaceen-Studien.

I. Die Wasser-Ökonomie der extrem atmosphärischen Tillandsien.

Von

Carl Mez.

Mit 26 Textfiguren.

A. F. W. Schimper[1]) verdanken wir die ersten genauen Untersuchungen über die höchst interessanten Lebensbedingungen epiphytischer Bromeliaceen und zugleich über einige Anpassungserscheinungen, welche das physiologisch-anatomische Studium derselben ergab.

Festgestellt wurden durch ihn folgende Hauptsätze:

1. Die epiphytischen Bromeliaceen benützen ihre Wurzeln nicht mehr zur Nahrungsaufnahme, sondern nur noch als Haftorgane; in extremen Fällen können die Wurzeln völlig fehlen.
2. Als Organe der Nahrungsaufnahme funktionieren die Blätter.
3. Die Aufnahme von Wasser und darin gelösten Nährstoffen wird durch ganz charakteristisch und höchst zweckmäßig gebaute Schuppenhaare bewirkt.

I. Umgrenzung des Gebiets der folgenden Untersuchungen.

Je nach der Anordnung der wasseraufnehmenden Schuppen resultieren bei der Gattung *Tillandsia* zwei in Tracht und Lebensweise durchaus verschiedene biologische Gruppen, welche von Schimper[2]) dahin charakterisiert wurden, daß bei den einen Formen,

1) A. F. W. Schimper, Bot. Mitteil. a. d. Tropen, II (1888), p. 66 ff.; auch reproduziert in Schimper, Pflanzengeogr. auf physiol. Grundl. (1898) p. 349.

2) Schimper, Bot. Mitteil. Trop. II (1888), p. 73, 74.

den rosettenbildenden. die merkwürdigen Trichome wesentlich auf die Blattscheiden lokalisiert sind, und diese in engem gegenseitigem Zusammenschluß ein Wasserreservoir bilden, welches seine Füllung durch Zuleitung des Regenwassers mittels der rinnenförmigen Blattspreiten erhält. Die andere Formengruppe dagegen, die rasenbildenden Arten, entbehren des Wasserreservoirs; ihre Blattscheiden sind kahl, die Spreiten dagegen dicht beschuppt und nehmen das Wasser auf.

Diese Gruppen der rosetten- und der rasenbildenden Bromeliaceen umfassen beide epiphytische Formen. Aber aus mehreren Gründen sei nicht der Epiphytismus, sondern das atmosphärische Leben, welches diesen ermöglicht, betont. Es ist, wie in einer späteren Arbeit auszuführen sein wird, nicht anzunehmen, daß die Tillandsien, wie dies bei den meisten andern Epiphyten zutrifft, von Formen des dichten Urwaldes abstammen. Auch sind felsbewohnende Arten und Epiphyten in Tracht, Bau und Leben hier derart identisch ausgestaltet, daß die Bezeichnung als atmosphärische Formen sie zusammenfassen muß. Dies tritt insbesondere bei der Gruppe, welche zunächst behandelt und als „extrem atmospärische“ bezeichnet werden soll, aufs klarste hervor; es ist die biologische Gruppe der rasenbildenden Tillandsien Schimpers.

Auch die rosettenbildenden Tillandsien sind atmosphärische Formen, aber in ihrer großen Mehrzahl nicht so extrem angepaßte und ausgeprägte. Schon ihre Tracht, welche zu terrestrischen Erscheinungen anderer Gattungen überleitet, zeigt dies; noch deutlicher aber geht die phylogenetisch und anpassungsmäßig tiefere Stellung der Tillandsien, welche wassersammelnde Rosetten haben, aus der relativ reichen Ausbildung ihres Wurzelsystems hervor. Zwar sind diese Wurzeln keine Ernährungs-, sondern nur Haftorgane, aber sie werden doch in großer Menge ausgebildet. Bei den zunächst zu behandelnden extrem atmosphärischen Formen dagegen sind Wurzeln (abgesehen von denen des Keimlings) überhaupt nicht oder nur in sehr geringer Zahl vorhanden und andere Anheftungsweisen der Pflanzen treten (oft in überraschend komplizierter Ausbildung) mit den Wurzeln vergesellschaftet oder auch ohne Wurzelbildung auf.

Der Gärtner kennt den Unterschied zwischen den beiden Gruppen der atmosphärischen und der extrem atmosphärischen Bromeliaceen am besten: wird eine wurzellose Rosette, welche zu jener Formengruppe gehört, in feuchten Sand gepflanzt, so treibt

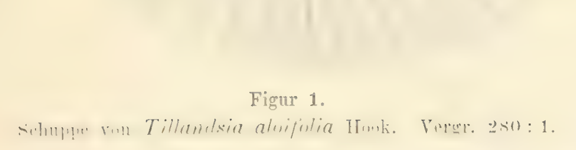
sie zunächst Wurzeln; die extrem atmosphärischen Tillandsien dagegen entwickeln ihre Blätter und Sprosse weiter, um erst viel später und ganz gelegentlich (wenn überhaupt) auch wenige Wurzeln zu bilden.

Nicht weniger sind (von einigen Zwischenformen, die später namhaft gemacht werden, abgesehen) die extrem atmosphärischen Formen durch die graue Schuppenbekleidung ihrer Blattspreiten von den grünblättrigen Rosettenformen unterschieden: als extrem atmosphärische Tillandsien werden in dieser Arbeit die Arten zusammengefaßt, welche das atmosphärische Wasser nicht mit den Blattscheiden, sondern den Blattspreiten aufnehmen.

Dies geschieht bei beiden Formengruppen mit den Schuppen-Trichomen, deren genaue Beschreibung zunächst nötig ist.

II. Allgemeine Morphologie der *Tillandsia*-Schuppen.

Das atmosphärische Leben der Tillandsien wird ermöglicht durch die Ausbildung ihrer Schuppenhaare. Auch anderwärts bei



Figur 1.

Schuppe von *Tillandsia aloifolia* Hook. Vergr. 280 : 1.

den Bromeliaceen, sogar bei den niedrigstehenden *Pitcairnieae*, kommen die wasseraufnehmenden Schuppentrichome vor, bei allen Epiphyten der Familie mit wassersammelnder Blattrosette wenigstens auf der Blattscheide. Aber die Variationen des Schildhaartypus

schwanken mehrfach. Absolut einheitlich ist er bei der Gattung *Tillandsia* L.

Von oben gesehen (Fig. 1) nehmen vier durch rechtwinklig sich schneidende Wände getrennte Zellen die Mitte des Trichoms ein; darum legt sich ein Kranz von 8 und ein weiterer von 16 Zellen; diese 28 Zellen bilden das zentrale Schild und sind stets, wenigstens nach außen hin, sehr stark verdickt. Im folgenden sei dies Schild die Scheibe des Trichoms genannt. Bei der übergroßen Mehrzahl der Arten schließen sich dann 64 Zellen des ringsum laufenden Flügels der Schuppenhaare an. Die aus sukzessiver Zweiteilung entstehenden Zahlenverhältnisse bei diesen Trichomen sind durchaus konstant und regelmäßig.

Nur sehr vereinzelte Ausnahmen von der Zellteilungsformel 4 + 8 + 16 + 64 kommen vor: zunächst Vermehrung der Zellenzahl bei verschiedenen Arten der Untergattung *Platystachys* dadurch, daß zwischen die 16- und 64-Zellen die Übergangsreihe der 32 sich noch einschiebt. Nur streckenweise Ausbildung des 32-Kranzes derart, daß viele 64-Zellen direkt an die 16er ansetzen, wurde z. B. bei *Tillandsia vestita* Ch. et Schdl. und *T. myosurus* Griseb. beobachtet; fast vollständig war der 32er Kranz bei Trichomen von *Tillandsia streptophylla* Scheidw. (Fig. 2) und *T. pruinosa* Sw. ausgebildet. — Ob derartige abweichende Trichome Weiterbildungen des Typus oder niedriger stehende Formen darstellen, ist nicht mit völliger Sicherheit auszusagen; es möchte aber, da es sich dabei um eine von den Gestaltungen der niedriger organisierten Bromeliaceen-Schildhaare durch größeren Reichtum abweichende Gebilde handelt, eher zu vermuten sein, daß sie Fortbildungen des Typus darstellen.



Figur 2.
Schuppe von *Tillandsia streptophylla* Scheidw. Vergr. 280 : 1.

Anders steht es mit den Trichomen von *Tillandsia triglochinoides* Presl, deren Aufbau durch die Formel 4 + 8 + 64 wiedergegeben wird. Hier ist durch Ausschaltung des Kranzes der 16er Zellen ohne Zweifel eine Einfachheit des Baues gegeben, welche den Anschluß an niedriger stehende, nicht der Gattung *Tillandsia* angehörige Formen bietet.

Viel wichtiger für die Erklärung der Wasseraufnahme durch die Schuppen als das Flächenbild ist der Querschnitt der Trichome.

Der breite, membranöse Flügel, welcher den die weiteste Flächenerstreckung des Trichoms darstellenden Randteil bildet, wird aus den erwähnten 64-Zellen gebildet: diese Zellen sind abgestorben, führen keinen erkennbaren Inhalt, sind allseitig relativ dickwandig und sehr langgestreckt.

Die Zellen der Scheibe (4 + 8 + 16 oder bei *Tillandsia triglochinoides* Presl 4 + 8) sind in dem Zustand, welchen gewöhnliche, wasserhaltige Präparate zeigen (Fig. 3), höher als breit und zugleich in charakteristischer Weise keilförmig schief nach oben zugespitzt. Wird die Außenwand des Trichoms (der Deckel)



Figur 3.
Schuppe von *Tillandsia usneoides* L. Querschnitt. Halb gequollen.
Vergr. 546 : 1.

auf dem Querschnitt betrachtet, so zeigt diese dicke Membranmasse zwei schräg nach unten und außen gestellte, spitze Membranzapfen, welche in ein Stück dünner Membran plötzlich übergehen. Diese dünnen Membranstreifen werden die Harmonikawände der Schuppe genannt.

Auch die Unterseite des Trichoms weist auf dem Querschnitt gleichartige Membranzapfen auf, nur sind diese schräg nach oben und gleichfalls nach außen zugespitzt; ihre Enden werden durch die Harmonikawände mit den Spitzen der Zapfen der Oberseite verbunden.

Im Gegensatz zur Oberseite finden sich zwischen den Zapfen der Unterseite kurze Strecken ganz dünner Membran.

Irgend welcher Inhalt ist in diesen Scheibenzellen nicht sichtbar.

Die Zentralzellen der Scheibe (die erste 4-Teilung) legen sich kuppelartig und vollkommen nach oben deckend über eine große, dünnwandige Mittelzelle; diese sei im folgenden die Kuppelzelle genannt. So vollkommen ist die Deckung dieser in Einzahl vor-

handenen Zelle, daß sie von oben gesehen bei keiner *Tillandsia*-Schuppe erkennbar ist. Sie ist stets durch besonderen, allermeist braun gefärbten Inhalt ausgezeichnet.

Vollkommen gleichmäßig setzen an diese Kuppelzelle nach unten 1—3 schmalere, gleichfalls dünnwandige und durch denselben (aber meist in der Masse vermehrten) Inhalt, wie die Kuppelzelle ihn aufweist, ausgezeichnete Stielzellen an (vgl. Fig. 23). Diese durchsetzen die Epidermis des Blattes, schließen an das zartere subepidermale Parenchym an und vermitteln, wie der Augenschein lehrt, die Überleitung des in die Scheibenzellen und die Kuppelzelle eingetretenen Wassers. Diese Zellen seien Aufnahmezellen genannt.

Mit einem beträchtlichen Teil der Unterseite ist das Trichom kreisförmig der Epidermis aufgewachsen, und zwar geht die Verwachsung stets bis zu dem 8-Zellkranz. Diese feste Verbindung der Scheibenzellen mit der Epidermis der Pflanze ist die Ursache, warum abgeschabte Schuppen in sehr vielen Fällen nur den gerippten Rand, nicht aber die Scheibe im Präparat zeigen; sie ist für die Erklärung der wasseraufnehmenden Funktion der Haare von Bedeutung.

III. Die Funktion der einzelnen Schuppe als Pumpe.

A. Bisherige Vorstellungen über den Akt der Wasseraufnahme.

Nachgewiesen wurde die Wasseraufnahme durch die Schuppen von Schimper[1]):

„Die ferneren Vorgänge können nur mit Hilfe des Mikro-„skops verfolgt werden. Da zeigt sich, daß die Zellen des „Schildes sich mit Wasser füllen, indem ihr gasförmiger „Inhalt auf immer kleinere Blasen reduziert wird und binnen „einigen Sekunden bis einer Minute gänzlich schwindet."

Von dieser Beobachtung bleibt als richtig bestehen, daß sich die Zellen des Schildes mit Wasser füllen; dagegen hat sich herausgestellt, daß die in den Lumina der Scheibenzellen auftretenden Blasen nicht von Gas (Luft) gebildet werden. Zwei Arbeiten

1) Schimper, l. c., p. 70. — Seine Darstellungen sind auch übernommen worden von Haberlandt, Physiol. Pflanzenanat. ed. 2 (1896), p. 208, 209.

Kamerlings[1]) haben gezeigt, daß rasch schwindende Blasen in Zellhöhlungen Vakuum- resp. Wasserdampfblasen zu sein pflegen.

Aber auch angenommen, die von Schimper mitgeteilte und von mir vielfach an totem und lebendem (*Tillandsia usneoides* L., *T. recurvata* L., *T. pruinosa* Sw., *T. meridionalis* Bak., *T. Duratii* Vis.) Material kontrollierte Beobachtung wäre richtig gedeutet, so könnte doch die folgende, von Schimper[2]) gegebene Darstellung des Vorgangs unmöglich die Beobachtung erklären:

„Die Bedeutung des dicken Deckels wird uns bei Ver-„gleichung luftführender und wasserhaltiger Schuppen sofort „klar; im ersteren Fall sind die dünnen Zellwände unter „dem Deckel ganz eingeknickt, letzterer liegt daher dem „lebenden Stielteile fast unmittelbar auf; wird das Haar „befeuchtet, so dehnen sich die bisher luftführenden Zellen „aus und heben den Deckel in die Höhe. Der dicke „Deckel dient als Schutzmittel gegen Wasserverlust durch „die unverkorkten Zellen der Durchgangsstelle, verhindert „aber, dank dem eben erwähnten Blasebalgspiel, das Ein-„dringen des Wassers nicht."

Die Mechanik der Wasseraufnahme selbst wird von Schimper nicht gestreift. Klar geht aus seinen Ausführungen nur hervor:

1. Das Wasser dringe von außen zunächst in die Lumina der Scheibenzellen und straffe diese;

2. dadurch soll der bei der Wasseraufnahme selbst angeblich unbeteiligte und nur als Schutz gegen Wasserverlust dienende Deckel mechanisch in die Höhe gehoben werden.

Nur zwei Möglichkeiten sind für die Wasseraufnahme in die Scheibenzellen nach diesen Anschauungen vorhanden: entweder haben die Zellen kräftig osmotisch wirkenden Inhalt und ziehen durch diesen das Wasser ein, oder es müssen Löcher in den Membranen vorhanden sein, welche (vgl. *Sphagnum* usw.) das Wasser kapillar eindringen lassen. Beide Möglichkeiten wurden zunächst geprüft.

---

1) Kamerling, I. Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen in Flora LXXXIV (1897), besonders p. 13, 14. — II. Zur Biologie und Physiologie der Zellmembran in Bot. Zentralbl. LXXII (1897), p. 50. — Nach Beendigung meiner Arbeit ersehe ich aus einem Wort Kamerlings (p. 53), daß er das Vakuum in den Bromeliaceen-Schuppen kennt; ob er die Verhältnisse selbst beobachtet hat oder nur aus Schimpers Darstellung erschließt, ist nicht festzustellen, da von ihm nicht weiter auf den Gegenstand der vorliegenden Arbeit eingegangen wird.

2) Schimper, l. c., p. 72.

Osmotisch wirkender Inhalt ist in den Scheibenzellen nicht vorhanden. Weder Zucker noch Gerbstoff noch sonst irgend etwas ist in den Zellen enthalten; zunächst ergaben die Untersuchungen das gleiche Resultat, welches Schimper erhalten hatte, daß die Zellen Luft führen müßten.

Infolgedessen kam die Möglichkeit zur Prüfung, ob in der Membran irgendwo Löcher vorhanden seien, durch welche das Wasser kapillar eindringen könnte. — Weder direkte Beobachtung noch Färbung mit Hämatoxylin ließen Perforationen entdecken. Da aber die Möglichkeit nicht völlig ausgeschlossen war, daß doch irgendwo Poren vorhanden seien, welche vielleicht an der trockenen Membran offen, an der nassen und gequollenen aber stark verkleinert und deswegen leicht übersehbar wären, wurden Quellungsversuche in Emulsionen gemacht. Die dafür maßgebende Überlegung war, daß trocken in die Emulsion gelegte Blattstückchen im Innern der nachher gefüllten Zellen reines Wasser enthalten mußten, wenn keine Löcher vorhanden waren, daß die Hohlräume andernfalls mit der Emulsion ausgefüllt sein müßten.

Als Emulsion wurde zunächst chinesische Tusche verwendet; das Resultat war aber negativ, die Zellen waren mit reinem Wasser gefüllt. Die Schuld an dem vermeintlichen Mißerfolg wurde in der Größe der Tuscheflitter gesucht und deswegen die Tusche durch frisch aus Ferrocyankali und Eisenchlorid bereitetes, feinst verteiltes Berlinerblau ersetzt. Aber auch auf diesem Wege konnte nur nachgewiesen werden, daß keine Löcher in der Membran vorhanden seien.

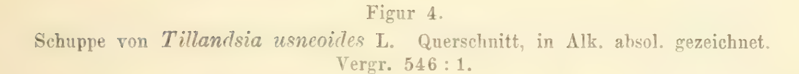
Bei diesen teilweise unter dem Mikroskop ausgeführten Quellungsversuchen wurde das leicht ausführbare Fundamentalexperiment gefunden, welches eine völlige und interessante Erklärung für den Mechanismus der Wasseraufnahme gewährt.

B. Experimenteller Nachweis, daß bei der Quellung der Schuppen luftleere Räume entstehen.

Die folgenden Beobachtungen wurden zunächst bei *Tillandsia usneoides* L. gemacht; wegen der relativen Kleinheit der Organe bei dieser Pflanze eignen sich aber Trichome anderer, größer beschuppter Arten (z. B. *T. streptocarpa* Bak.) besser für die Demonstration.

Schneidet man ein Blatt einer dieser *Tillandsia*-Arten in trockenem Zustand, so wie es aus dem Herbar kommt, legt die Schnitte in Alkohol absol. und betrachtet sie darin, so sieht man (Fig. 4) folgendes:

Die Schuppen liegen, wie dies Schimper beschreibt, mit der Scheibe fest der Epidermis der Pflanze an, während die Randteile (Flügel) im Schnitt beiderseits schräg nach oben stehen. Der gesamte Zentralteil bildet eine gelbliche, stark lichtbrechende, im Innern völlig undifferenzierte Masse (höchstens sind von der Mitte nach rechts und links je drei hakenförmige Schatten zu



Figur 4.
Schuppe von *Tillandsia usneoides* L. Querschnitt, in Alk. absol. gezeichnet. Vergr. 546 : 1.

sehen); seine Oberfläche ist fast völlig eben oder eher nach dem Zentrum zu etwas konkav, doch sind starke, auf dem Querschnitt als Höcker erscheinende Runzeln vorhanden.

Sind die Schnitte genau durch das Zentrum des Trichoms gelegt, so ist die inhaltführende Kuppelzelle als niedergedrückter, durch den braunen Zellinhalt unverkennbarer Hohlraum sichtbar.

Zu diesem Schnitt wird, unter steter mikroskopischer Betrachtung, Wasser zugesetzt. Um nicht durch die bei der Mischung von Wasser und Alkohol entstehenden Zuckungen irritiert zu werden, ist es vorteilhaft, den Alkohol zunächst durch konz. Glyzerin zu verdrängen und erst diesem das Wasser zuzuführen.

Einige Zeit ist keine besondere Einwirkung des durchgesaugten und in seiner Menge allmählich vermehrten Wassers zu beobachten. Dann aber plötzlich, beinahe explosiv, tritt eine sehr starke Quellung des vorher undifferenzierten dicken Trichoms ein; sehr rasch erscheinen die Lumina der Scheibenzellen; die Harmonikawände lösen sich von der Seite der Membrankeile und straffen sich; die ebene Oberfläche des Deckels wird konvex; die Kuppelzelle verändert ihre breite Gestalt und wird in die Höhe gezogen.

Durch geeignete Dosierung der Wasserzugabe hat man es in der Hand, die Quellungserscheinungen etwas langsamer verlaufen zu lassen (doch rasch treten sie immer auf und sind stets auf Augenblicke beschränkt). Dann kann man sehen, wie Oberteil und Unterteil des Trichoms sich auseinander lösen, insbesondere wie die Zapfen der Oberseite aus den Kerben der Unterseite und umgekehrt herauskommen. Dies Quellungsstadium wurde in Figur 3 dargestellt, und zwar ist diese Figur von demselben Schuppenhaar abgenommen, welches ungequollen in Figur 4 gezeichnet ist.

Das Experiment zeigt, daß es nicht die Aufnahme des Wassers in die Lumina der Zellen ist, welche den Deckel hebt, sondern daß das Wasser zunächst in den Deckel aufgenommen wird, diesen quellen läßt und dadurch die Zellumina zur Erscheinung bringt.

Es entstehen durch die Quellung der Deckelmembran luftleere Räume, welche eine starke Saugwirkung ausüben müssen.

Folgende Beobachtungen legen dar, daß die entstehenden Räume wirklich luftleer sind:

Zunächst lag der Versuch nahe, die durch Quellung unter dem Mikroskop entstandenen Hohlräume durch wasserentziehende Mittel (Alkohol absol. usw.) wieder zum Verschwinden zu bringen. Dies gelingt in keiner Weise; das Aufquellen ist direkt sichtbar, eine Formveränderung beim Entziehen des Wassers dagegen nicht ohne weiteres. Wasserentziehende Mittel setzen sich in Schnitten selbst an Stelle des Wassers und leisten der für die Wiedereinnahme des Trockenzustandes notwendigen Bewegung Widerstand.

Dagegen kann Zusammenziehung und Ausdehnung der Lumina der Scheibenzellen beliebig oft direkt gesehen werden, wenn Gelegenheit gegeben wird, daß der Inhalt der Zellen, und wäre er auch nur Luft, entweicht. Dies geschieht leicht, indem man die Eintrocknung von Schnitten direkt unter dem Mikroskop beobachtet. Die angeschnittenen Zellen können dann bei der Zusammenziehung des Trichoms die Luft entweichen lassen. — Sehr elegant ist dieser Versuch, wenn das Wasser des Präparats zunächst durch Alkohol ersetzt wird und durch die rasche Verdunstung dieses Mediums dann ein oft ruckweises Verschwinden der Lumina in Erscheinung tritt. Nur achte man, um des Ergebnisses sicher zu sein, darauf, mit reinem Wasser zu arbeiten, da insbesondere der

aus hartem Wasser entstehende Verdunstungsrückstand die Zellmembranen oft an den Objektträger anklebt und so die Bewegung hemmt.

Eines weiteren Beweises dafür, daß die Scheibenzellen luftleer sind, bedurfte es eigentlich nicht; wäre Luft darin enthalten, so müßten Poren nachweisbar sein, um sie zu entlassen. Diese sind nach den oben dargestellten Versuchen nicht vorhanden.

Mit Hilfe eines sehr einfachen Experiments kann aber auch der positive Beweis dafür, daß die Zellen luftleer sind und nicht etwa nur verdünnte Luft enthalten, erbracht werden. Bemerkt sei, daß das sonst so überzeugende Anschneiden der Zellen in Flüssigkeit und das Eindringen dieser hier kein Ergebnis liefert, da die Lumina, wenn sie überhaupt sichtbar sind, stets Flüssigkeit enthalten.

Wird ein mit Schuppen besetztes Blattstück mit konz. Ferrocyankalilösung getränkt, getrocknet und mehrmals (bei meinen Versuchen 6mal) wieder getränkt und getrocknet, so gelingt es, reichliche Mengen von Blutlaugensalz in die Lumina der Scheibenzellen einzubringen. Dies Ferrocyankali kann mittels Eisenchlorid in unlösliches Berlinerblau verwandelt werden, eine Substanz, die nicht mehr aus dem Lumen der Zellen entweichen kann.

Läßt man nun ein derart vorbehandeltes Blattstück wieder vollkommen eintrocknen, so wird der in viel Wasser suspendierte Farbstoff komprimiert und muß, da er selbst nicht quillt, bei Wiederquellung des Trichoms durch seine Form genau anzeigen, wie weit oder vielmehr wie nahe die Wände der Zellen sich beim Austrocknen aufeinander zu bewegt haben.

Das Experiment läßt mit aller Deutlichkeit erkennen, daß beim Austrocknen ein völliges Verschwinden der Lumina stattfindet, daß also die Lumina der Scheibenzellen auch in unverletztem Zustande nicht etwa verdünnte Luft, sondern überhaupt gar keine Luft enthalten. Bei der Betrachtung der Berlinerblau-Präparate zeigt sich nämlich, daß eine an normalen Trichomen nicht vorhandene, tiefschwarze Linie sich am Unterrand des Deckels hinzieht. Es sieht aus, als ob dort die Kontur mit Tusche schwarz gezeichnet sei. Das Berlinerblau ist zu dieser Linie zusammengedrückt, der ganze übrige Innenraum der Lumina dagegen ist farblos.

Warum die Schicht des Berlinerblau sich stets auf der Oberseite der Zellen findet, ist an sich hier ohne Bedeutung; es könnte

sein, daß diese Erscheinung daher rührt, daß (das Austrocknen der Schuppen findet nach oben [außen] hin statt) die nach oben gerichtete Wasserströmung die Farbstoffschicht der Oberseite anklatscht.

Ein typisches Gelingen dieses Experiments wird vielfach dadurch verhindert, daß die meisten Schuppenhaare infolge der auch in die Membranen der Deckel stattfindenden Berlinerblau-Einlagerung ihre Quellungsfähigkeit nur in sehr gemindertem Zustand behalten haben.

Über den Zellinhalt der Kuppelzelle gibt das Experiment keine Auskunft: dieselbe ist mit Schollen von Berlinerblau erfüllt. Schon aus dem mikroskopischen Bild der trockenen Schuppe geht hervor, daß diese Zelle niemals schwindet, sondern bei der Quellung nur ihre Gestalt ändert.

C. Erklärung der Mechanik der Trichompumpe.

In welcher Weise durch Quellung, also durch Vermehrung des Membranvolums, Hohlräume entstehen können, mußte durch Messungen klargestellt werden. Dieselben wurden zunächst bei *Tillandsia usneoides* L. gemacht.

Aus dem anatomischen Befund geht hervor, daß gequollene Schuppen ein konvexes Schild haben im Gegensatz zu dem ebenen der trockenen Schuppen. Alle Spezies mit starker Schuppenbekleidung eignen sich zur Prüfung dieser Tatsache; je größer die Trichome sind, umso besser tritt sie hervor. Im folgenden sind besonders Versuche, welche über die Quellung der Schuppen von *Tillandsia streptocarpa* Bak. angestellt wurden, genauer beschrieben. Ein in Wasser liegender Blattquerschnitt dieser Pflanze ist von sich drängenden, mit den Rändern und partiell mit den Scheibenteilen sich deckenden Trichomen derart umsäumt, daß eine Kuppel an die andere stößt. Nur selten erscheinen ebene Schuppen. Genauere Betrachtung lehrt dann, daß eine solche (auf dem Querschnitt) mit beiden Seiten die nebenstehenden Trichome deckt, daß also die Ebenheit ihrer Oberfläche durch passive, von dem Aufquellen der Nebenschuppen bewirkte Streckung sich erklärt.

Ferner ist hier die oben hervorgehobene Beobachtung heranzuziehen, daß die Schuppen mit einem großen Teil ihrer Schildunterfläche der Epidermis der Pflanze fest aufgewachsen sind.

Bei einer mehr in die Breite als in die Dicke gehenden Quellung der Membranen der Scheibe kann diese sich wegen der

Aufwachsung ihrer Unterseite nicht in die Breite dehnen, sondern muß konvex, kuppelartig in die Höhe gehen. Es muß ferner bei dieser Kuppelwölbung ein Vertikalzug ausgeübt, es müssen die Harmonikawände gestrafft und die Zellumina freigemacht resp. vergrößert werden, wenn eine festere Umrahmung die quellende Masse davor zurückhält, die Lumina auszufüllen.

Bei einer großen Anzahl von Schuppen verschiedener Spezies wurde die Länge der Außenlinie des Schildes in trockenem und gequollenem Zustand gemessen: die typischen Zahlen für *Tillandsia usneoides* L. seien hier eingefügt:

Außenlinie ungequollen in μ:	Außenlinie gequollen in μ:
115	160
136	195
145	210
106	145
98	135
120	180
Sa. 720	Sa. 1025

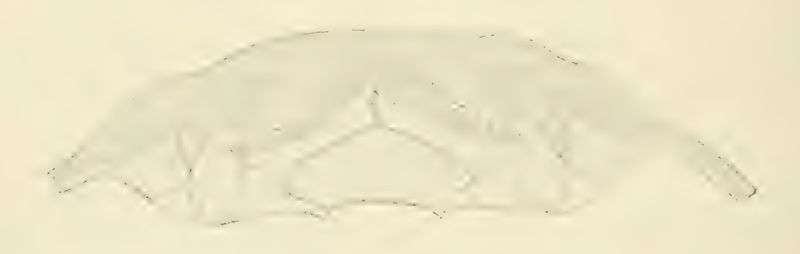
Diese Messungen ergeben als Durchschnitt der Länge der ungequollenen Außenwand 120 μ, der gequollenen 170 μ; die Längenzunahme der Außenwand beträgt bei der Quellung fast 50%. — Bedenkt man, daß diese Längenzunahme nur in Gestalt der Wölbung sich auswirken kann, weil die Scheibe der Schuppen auf der Unterseite aufgewachsen ist, so wird der Mechanismus der Wasseraufnahme erklärlich.

Vorbedingung für ein Freiwerden der Lumina in der quellenden Schuppe ist, daß die Umrandung der Zellhöhlungen von einer die allgemeine Form bewahrenden, also die Hauptmasse der aufquellenden Membranen etwas an Starrheit übertreffenden Substanz gebildet wird; daß tatsächlich diese Umrandungen cellulosereicher sind als die anderen Teile der Membranen, wird unten gezeigt werden.

Aber nicht nur die Messung, sondern auch die Würdigung eines direkt beobachtbaren, bei der Quellung erscheinenden Details spricht für die Richtigkeit der Erklärung. Die trockenen, in Alkohol betrachteten Deckelwände erscheinen vollkommen strukturlos. Bei der Quellung wird deutliche Schichtung sichtbar, wie sie schematisch in Fig. 5 dargestellt ist. Die Schichten laufen, soweit sie in der Nähe des unteren Randes des Deckels sich finden, mit

dem Unterrand parallel; insbesondere bilden sie in den spitzen Zapfen im Querschnitt spitze Winkel. — Daß durch Volumvermehrung bei der Quellung diese Winkel stumpfer werden, war vorauszusehen. Der Widerstand, welcher einer durch die Volumvermehrung bewirkten Formänderung sich entgegenstellt, ist nach den luftleeren Zellumina hin ein geringerer als nach dem dicken Deckel zu. Beim Stumpferwerden der Winkel müssen die Zapfen breiter und weniger steil gespitzt sein. Zugleich müssen bei dieser Formveränderung der Zapfen die Harmonikawände gehoben, also gestrafft werden.

Auch diese Überlegungen können durch Herbeiführung extremer Quellung, wie sie bei der Erwärmung eines Querschnittspräparats mit Schwefelsäure eintritt, experimentell geprüft werden. Durch die Einwirkung der Schwefelsäure erscheint die Schichtung so stark oder fast so stark, wie sie die schematische Fig. 5 zeigt. —



Figur 5.
Schuppe von *Tillandsia usneoides* L. Querschnitt, mit schematischer Einzeichnung der Schichtung der Deckelmembran. Vergr. 546 : 1.

Zeichnet man die Zapfen eines Deckels vor und nach Einwirkung der Säure, so ergibt der Vergleich der Bilder ohne weiteres das Stumpferwerden der Winkel, die Verbreiterung und Verkürzung der Zapfen. — Messungen in diesem Fall mitzuteilen, erübrigt sich, da so extreme Quellungen, wie sie im Experiment die Säure bewirkt, in der Natur nicht vorkommen.

Wird durch Kalilauge eine noch stärkere, zugleich die relativ starre Umfassung der Zellumina erweichende Quellung erzeugt, so geht die charakteristische Form des Trichoms verloren: die quellenden Membranen füllen auch die sonst stets freibleibenden Zellhöhlungen aus, wobei die Zapfen sich kugelförmig runden.

Das quellende Haar wirkt als Saugpumpe. Über die kapillare Wasserströmung zwischen Schuppenbelag und Epidermis der Tillandsien soll unten genaueres angeführt werden. Vorgreifend

sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß durch Kapillarwirkung der Raum (die körperlichen Ecken) rings um die Anwachsung des Trichoms herum bei jeder Benetzung sich mit Wasser füllt. Die Saugpumpe kann, des dicken Deckels wegen, nur nach unten wirken; hier sind als zwei Ringzonen um die Haarbasis herum die auf der Figur (3 und 5) ohne weiteres sichtbaren dünnen Membranstellen, durch welche das Wasser eingezogen wird.

Bei der Saugwirkung des Trichoms infolge der Quellungsspannung des Haardeckels erfolgt ein dauernder Wasserstrom aus dem kapillar außerhalb der Pflanze festgehaltenen Wasser in die Deckelzellumina hinein, wenn durch die Kuppelzelle auf osmotischem Wege Wasser aus den umliegenden Scheibenzellen entnommen wird: die Pumpe wirkt nicht nur einen Moment, sondern konstant, solange Wasser dem Trichom entnommen wird und noch Wasser in den körperlichen Ecken vorhanden ist.

So hat der dicke Deckel der Aufnahmetrichome von *Tillandsia* eine ganz andere, viel wichtigere Rolle, als sie ihm von Schimper zugeschrieben wurde; nur als untergeordnete Funktion neben der Wirkung als Saugorgan kommt die wohl gleichfalls vorhandene als Abschlußorgan der Wasserdurchlaßstellen in Betracht.

D. Die Struktur der Trichommembranen.

1. Die Struktur des Trichomdeckels, des mechanisch wirkenden Teils der Pumpe.

Die Inbetriebsetzung der Trichompumpen und ihre Funktion ist abhängig von der Struktur der Schuppenmembranen, insbesondere des Deckels. Folgende Versuche gaben über seine Substanz Auskunft:

Chlorzinkjod färbt die Deckel der Trichome nur schwach gelblich; dagegen nehmen mit diesem Reagens die Außenwand der Epidermis sowie die Unterseite der Trichome samt den Zapfen der Unterseite eine intensiv, manchmal leuchtend gelbe Farbe an. Stellenweise und undeutlich violett werden die Flügel der Trichome; nicht merklich tingiert erscheinen die Harmonikawände und die Querwände der Aufnahmezellen.

Frisch bereitetes Kupferoxyd-Ammoniak löst die Flügel sehr langsam und öfters unvollkommen unter Bildung der charakteristischen Auftreibungen; die Deckel der Scheibenzellen werden tief gelb, im übrigen bleibt das Haar unverändert.

Phloroglucin-Salzsäure färbt die Deckel grünlichgelb; als verholzte Elemente im Blatt erweisen sich nur die Sklerenchymscheiden um die Gefäßbündel, sowie die (kleinen und spärlich vorhandenen) Tracheen.

Methylenblau bewirkt höchst intensive Färbung der Deckelsubstanz wie der Sklerenchymscheiden um die Gefäßbündel; weniger werden die andern Elemente des Schnittes tingiert. Durch vorsichtiges Auswaschen des gefärbten Präparats mit 2 % Essigsäure gelingt es leicht, die Farbe aus allen Gewebeteilen bis auf die Trichomdeckel und Sklerenchymfasern zu entfernen: das Bild, welches die blauen Deckel rings um den farblosen Schnitt herum bieten, ist recht elegant. — Methylenblau färbt also nur die wulstig verdickten Bestandteile der Außenwand der Trichome, soweit dieselben für den Pumpmechanismus in Frage kommen, d. h. die Außenwände der Zellen 4, 8, 16; am Rand von 16 hört die Färbung auf. Dies stimmt mit der oben angeführten Beobachtung, daß die am Rand von 16 ansetzenden Flügelzellmembranen auf Chlorzinkjod (wenn auch undeutlich) positiv reagieren.

Es halten die Methylenblaufärbung nicht: die Harmonikawände und die Unterseite des Trichoms samt den Zapfen der Unterwand; nach der mechanischen Erklärung des Pumpvorgangs sind diese Teile nur passiv von Wichtigkeit, insbesondere scheinen die Zapfen der Unterseite nur als Widerlager für diejenigen der Oberseite zu dienen, um bei der Austrocknung das Lumen der Deckelzellen wieder völlig zum Verschwinden zu bringen.

Als Resultat dieser Färbungsversuche ergab sich die Vermutung, daß die Trichomdeckel aus einem Pektinstoff bestehen.

Auf einen solchen ließ auch die leuchtende Färbung, welche die Deckel (wie auch die Mesophyllmembranen) mit Rutheniumrot annehmen, schließen.

Um weiter auf Pektin zu prüfen, wurden nach Mangins[1]) Vorschrift Schnitte während 24 Stunden in 5 % Salzsäure gelegt und dann mit Kalilauge behandelt. Dabei trat ein Zarterwerden der Trichomdeckel ein, Lösung fand aber nicht statt.

Werden derartig vorbehandelte Präparate nun durch Auswaschen von der Kalilauge befreit und mit Chlorzinkjod tingiert, so tritt momentan die tiefst violette Färbung sowohl der gesamten Trichommembranen inklusive der Deckel, wie auch der Mesophyllwände ein.

1) Mangin in Comptes rendus CX (1890), p. 295.

Daraus ist zu schließen, daß die Trichomdeckel aus einem Zellulosegerüst bestehen, in welches ein Pektinstoff reichlich eingelagert ist. Der Pektinstoff ist wohl als eigentlicher Träger der Quellung anzusehen.

Die Frage nach der Anordnung von Pektin und Zellulose in den Schuppendeckeln wurde mit Hilfe der Correnssche[1]) Berlinerblau-Methode untersucht:

Nicht besonders vorbehandelte, also trocken geschnittene und sukzessive mit 10 % Ferrocyankalilösung und Eisenchlorid getränkte Schuppen ergaben zunächst die schichtenweise Einlagerung des Berlinerblau hauptsächlich in die Membranzapfen der Oberseite. Damit ist zunächst erwiesen, daß die Schichtung auf verschiedenem Wassergehalt der Membranlamellen beruht und daß die bei der Imbibition das meiste Wasser aufnehmenden Teile des Deckels die Zapfen sind.

Ferner läuft direkt unter den Umfassungslinien des Deckels und in sehr geringem Abstand von ihnen (mit Immersion $^{1}/_{12}$ zu sehen) eine dunklere Berlinerblau-Linie; die außerhalb gelegene schmale Zone ist im Präparat fast farblos. Dies bestätigt, daß eine dichtere Zelluloselamelle den Abschluß der Deckelsubstanz nach außen und nach den Höhlungen der Scheibenzellen zu übernimmt.

Viel schöner sind die nach der Correns'schen Methode gewonnenen Bilder, wenn mit 5 % Salzsäure während 24 Stunden und darauf folgend mit Kalilauge behandelte, also pektinfreie Schnitte nach ihr ausgefärbt werden. Diese Behandlung gewährt auch eine Vorstellung davon, wieviel Pektin in allen nicht kutikularisierten Membranen der Pflanze, also sowohl in den Wänden des Mesophylls wie denen der Trichome, vorhanden ist. Während nicht besonders vorbereitete Schnitte beim Eintauchen in die Eisenchloridlösung makroskopisch betrachtet nur den schwärzlichen von den Trichomdeckeln gebildeten Saum ringsum erhalten, im Innern aber fast farblos bleiben, nehmen entpektinisierte Schnitte momentan prachtvolle blaue Färbung an. — Auch auf diese Weise sind schöne Bilder der farblos bleibenden und sich scharf von den übrigen blauen Membranen abhebenden kutikularisierten Membranen zu erhalten.

Die Einlagerung des Berlinerblau in entpektinisierte Trichomdeckel, welche wesentlich an den Stellen erfolgen muß, wo das

1) Correns in Jahrb. f. wiss. Botan., XXXIII, p. 294.

Pektin weggelöst ist, zeigt aufs schönste, daß dicht unter Ober- und Unterseite der Deckelmembran eine Anhäufung des Pektinstoffs im Zellulosegerüst statthatte: dort finden sich breite, tiefblau gefärbte Zonen, während die Mitte der Deckelmembran wesentlich heller, d. h. dichter und ärmer an Pektinstoff ist.

Diese periphere Lagerung des Hauptträgers der Quellung ist nach den mechanischen Gesetzen über Biegungsfestigkeit zweckmäßig.

2. Die Anordnung der Kutikula am Trichom.

Sudanglyzerin, welches als Kutikularreagens angewandt wurde, ließ die Trichome in allen Teilen vollkommen ungefärbt. Insbesondere wurde genau darauf geachtet, ob nicht eine wenn auch noch so dünne Kutikula sich über die Deckel und Flügel hinwegziehe. Dies ist durchaus nicht der Fall, ein Beobachtungsresultat, welches bereits Haberlandt[1]) (wenigstens bezüglich der Deckelwände) erhalten hat und auf welches später bei Besprechung der Benetzungsfähigkeit der Trichome zurückgegriffen werden soll. — Stark kutikularisiert ist dagegen die ganze Außenwand der Epidermis inklusive der Wände der Aufnahmezellen. Das mit Sudanglyzerin gewonnene Bild zeigt, daß morphologisch die Aufnahmezellen noch zum Trichom gehören, also dessen eingesenkten und seitlich mit den Epidermis-Zellwänden verwachsenen Stiel bilden derart, daß die unten an die Aufnahmezellen angrenzende Parenchymzelle die haarbildende Epidermiszelle darstellt.

Geradezu ideal klar zeigen die nach der oben gegebenen Anweisung entpektinisierten und dann mit Chlorzinkjod gefärbten Schnitte die feinsten Details der Kutikular-Erstreckung. Alle Zellwände sind in solchen Präparaten dunkel violett, die Kutikula aber ist tief und leuchtend gelb gefärbt; der Kontrast der Farben ist ein sehr großer. — Auch derartige Bilder zeigen, daß insbesondere Oberseite, Flügel und der allergrößte Teil der Unterseite der Trichome nicht kutikularisiert sind. Die gelbe Kutikulalinie zieht sich von der Verwachsungsstelle von Haar und Epidermis aus nur ein ganz kurzes Stückchen an der Unterseite der 4-Zellen hin und bedeckt, wie besonders hervorgehoben sei, die für die Wasseraufnahme wichtige dünne Membranstrecke nicht mehr.

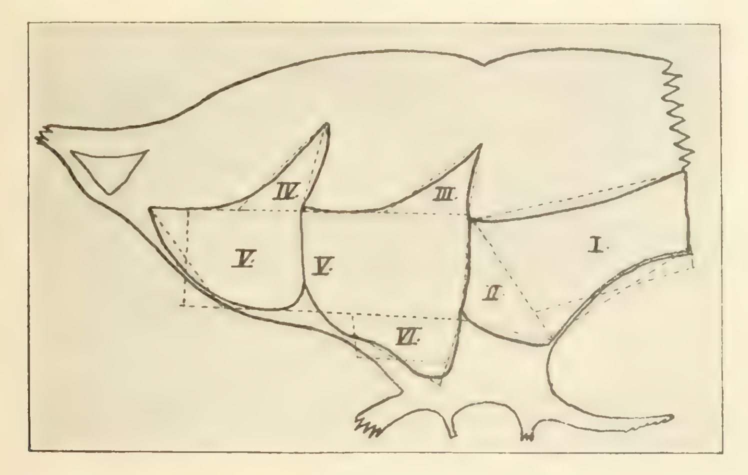
---

1) Haberlandt, l. c., p. 209.

E. Die Leistungsfähigkeit der Trichompumpen.

Nicht ohne Interesse ist die Frage, wie groß das Wasserquantum ist, welches durch einmaligen Hub der Pumpeinrichtung ins Innere der Deckelzellen eines Trichoms befördert wird; wieviel Trichome auf einer gegebenen Fläche stehen und wieviel Wasser dementsprechend bei einmaliger Benetzung, ohne Berücksichtigung des osmotischen Stroms in Kuppel- und Aufnahmezellen hinein, zur Förderung gelangt.

Eine derartige Berechnung kann Näherungswerte für das bei der ersten Benetzung eines trockenen Blattes aufgenommene Wasser gewähren, welche geeignet sind, eine Vorstellung von den natür-



Figur 6.
Tillandsia streptocarpa Bak. Schuppenhälfte. für die Berechnung des Inhalts der Scheibenzellen eingerichtet. Vergr. 820 : 1.

lichen Lebensverhältnissen der Pflanzen zu geben. Sie wurde ausgeführt, indem eine Anzahl von Schuppen, welche beim Schneiden genau median getroffen waren, mit dem Zeichenapparat bei Vergrößerung 820 gezeichnet und die Durchmesser der Deckelzellen ausgemessen wurden. — Von einem dem Mittelwert dieser Durchmesser möglichst entsprechenden Haar (Fig. 6) wurde dann in der Weise weiter der Flächeninhalt des Querschnittes der Scheibenzelllumina bestimmt, daß die unregelmäßigen Querschnittsfiguren annähernd (so genau, wie dies ohne besondere Hilfsmittel möglich war) in regelmäßige Figuren (Dreiecke und Vierecke) verwandelt wurden, aus welchen dann die Querschnittsflächen bestimmbar waren.

Wie das Flächenbild (zB. Fig. 1) jeder *Tillandsia*-Schuppe lehrt, sind die Scheibenzellen ungefähr im Kreis angeordnet, sodaß ohne wesentlichen Fehler für die Bestimmung ihrer körperlichen Inhalte die Guldinsche Regel angewendet werden kann.

Unter Vernachlässigung der sehr schmalen Radialwände sowie der dünnen Harmonikawände, welche beide überdies auch durch Imbibition Wasser aufnehmen, ist also der Flächeninhalt der Querschnittsfiguren (in mm^2 der vergrößerten Figur) mit dem Abstand ihrer jeweiligen Schwerpunkte (in mm der vergrößerten Figur) von der Rotationsachse zu multiplizieren, um auf diese Weise den Rauminhalt (in mm^3 der vergrößerten Figur) zu erhalten. Durch Division mit der räumlichen Vergrößerungszahl (= lineare Vergrößerungszahl^3 [820^3]) wird somit der wirkliche Rauminhalt der Scheibenzellen in mm^3 erhalten[1]. Derselbe beträgt in dem der Untersuchung hier unterzogenen Spezialfall bei *Tillandsia streptocarpa* Bak. 0,000464 mm^3 = annähernd $\frac{1}{2153}$ mm^3; somit heben 2153 Schuppen auf einen Hub 1 mm^3 Wasser.

Diese Ziffern müssen, wenn die Wasserförderung durch die Trichompumpen gewürdigt werden soll, unter Berücksichtigung folgender weiterer Faktoren betrachtet werden:

1) Unter Zugrundelegung unserer Fig. 6 wird die Berechnung des Fassungsraums der Deckelzellen 4 + 8 + 16 von *Tillandsia streptocarpa* Bak. im folgenden durchgeführt:

1	2	3	4	5	6	7	8
No. der Fig.	Abstand d. Schwerpunkte v. d. Achse in mm	log. von (2)	Flächeninhalt in mm^2	log. von (4)	Rauminhalt des von (1) beschriebenen Ringes		
					log.	num (in mm^3)	
I.	11,3	1,05308	331,5	2,52048	4,37174	23 536,67	log. 2 π = 0,79818
II.	26,0	1,41497	84,0	1,92428	4,13743	13 722,50	
III.	32,8	1,51587	52,8	1,72263	4,03768	10 906,41	
IV.	54,9	1,73957	60,375	1,78085	4,31860	20 825,71	
V.	50,0	1,69897	534,8	2,72819	5,22534	168 011,54	
VI.	37,5	1,57403	81,2	1,90956	4,28177	256 135,44	
Summe der Rauminhalte in mm^3						256 135,44	

Vergrößerung linear = 820.

Vergrößerung räumlich = 820^3 = 551 368 000.

Wahrer Rauminhalt der von I—VI beschriebenen Ringe = $\frac{256\,135{,}44}{551\,368\,000}$ mm^3 = 0,000464545 mm^3 = ca. $\frac{1}{2153}$ mm^3. Die Fehlergrenze dieser Berechnung dürfte 3% nicht überschreiten.

Zunächst ist die zur Imbibition der Trichomwände behufs Quellung und Auslösung des Pumpzuges nötige Wassermenge nicht berücksichtigt. Nach derselben Methode, welche der Berechnung der Zellinhaltsräume diente, wurden trockene und maximal gequollene Trichome von *Tillandsia streptocarpa* Bak. ausgemessen. — Es sei gestattet, diese Berechnungen in extenso hier zu unterdrücken; ihr Resultat war, daß bei der genannten Art annähernd $\frac{1}{3216}$ mm^3 (fast genau $^2/_3$ der Wassermenge, welche für die Füllung der Hohlräume benötigt wird) in die Membranen von Scheibe und Flügel der Schuppe eingelagert wird, um die Quellung zu bewirken.

Ferner ist, wie oben bereits angedeutet, der dauernde Wasserstrom, welcher osmotisch der Kuppelzelle entnommen wird und solange ungeschwächt andauert, als in den körperlichen Ecken unter dem Trichom noch kapillar festgehaltenes Wasser sich findet, und noch keine Sättigung des Pflanzengewebes stattgefunden hat, zu berücksichtigen. Dieser Wasserstrom muß bedeutende Quantitäten ergeben, wahrscheinlich größere Ziffern, als sie durch den einmaligen Hub der Deckelzellen geliefert werden. Denn ein solcher Hub findet einmal in dem Bruchteil einer Sekunde statt, der osmotische Strom dagegen dauert sicher stundenlang an. Um die Werte dieses Stromes festzustellen, wurden Wägungen gemacht, deren Ergebnisse am Schluß der vorliegenden Arbeit ihren Platz gefunden haben.

Dagegen ist von der Menge des durch einen Hub geförderten Wassers ein mit dem Trockenheitszustand des Untersuchungsmaterials wechselnder Faktor abzurechnen. Die oben gegebenen Ermittlungen stützen sich auf die Quellung, welche beim Übergang von absoluter Trockenheit (Alkohol) zu maximaler Benetzung eintritt. Derartige Maximalgrenzen der Pumpwirkung werden in der Natur kaum vorhanden sein; jedenfalls müßte erst an den natürlichen Standorten der Pflanzen nachgewiesen werden, daß eine ähnliche Austrocknung der Trichome, wie sie an Herbarpflanzen statthat, im Leben erreicht wird. — Ohne weiteres wird nach dieser Erwägung zuzugeben sein, daß das Quantum des in Wirklichkeit von *Tillandsia streptocarpa* Bak. durch den Hub einer Schuppe geförderten Wassers geringer ist als $\frac{1}{2153}$ mm^3; seine Größe muß mit dem Austrocknungs-Koeffizienten der Deckelzellmembranen wechseln.

Aus der Ziffer, welche die maximale Wasseraufnahme eines Trichoms bei einmaligem Hub ergibt, lassen sich Berechnungen über die Ergiebigkeit der Einrichtung für die Wasseraufnahme einer ganzen Pflanze mit approximativem Resultat anstellen.

Die Zahl der Trichome auf einer gegebenen Epidermisfläche ist bei *Tillandsia streptocarpa* Bak. leicht zu ermitteln. Werden die Schuppen abgeschabt, so bleiben dunkelbraune Kreise in der Flächenansicht sichtbar, welche den Aufnahmezellen entsprechen; jeder Kreis repräsentiert ein abgeschabtes Haar. — Spaltet man das Blatt seiner Fläche nach längs und schabt das Mesophyll ab, so gelingt es leicht, sehr ausgedehnte Präparate zu erhalten, welche durchsichtig genug sind, um die dunklen Kreise mit voller Klarheit zu zeigen. Durch Einzeichnen der Haaransatzstellen im Rechtecke mittels des Zeichenapparats ist dann die Zahl der in die Rechtecke fallenden Trichome festzulegen. — Viele Messungen ergaben für *T. streptocarpa* Bak. als Durchschnittszahl pro 1 $mm^2 = 53$ Schuppen. Ein Unterschied in der Schuppenzahl von Ober- und Unterseite des Blattes, pro mm^2 berechnet, ist nicht vorhanden; dies erleichtert die folgenden Rechnungen.

Das Exemplar von *Tillandsia streptocarpa* Bak., welches zu diesen Untersuchungen diente, ist mir von Herrn Prof. Schwacke (No. 10010) mitgeteilt worden. Wie dies bei der Spezies typisch ist, verschmälern sich die Blätter vom Ende des Scheidenteils, wo die größte Breite liegt, ganz allmählich in die Blattspitze. Die Blätter stellen also sehr langgezogene und schmale gleichseitige Dreiecke dar, deren Flächeninhalt aus Basis und Höhe ohne weiteres ermittelbar war. Nur mußte bei dem Herbarexemplar darauf Rücksicht genommen werden, daß die Messungen an gequollenen Blättern auszuführen waren.

Das Mittel aus sieben Messungen (so viele unversehrte Blätter waren an dem Exemplar; die übrigen sind teilweise abgebrochen) war für die Basalbreite 8,6 mm, für die Blattlänge (Höhe) 227 mm; der Flächeninhalt der vorliegenden Blätter beträgt im Durchschnitt für Oberseite + Unterseite = 1952 mm^2. — Das Exemplar hatte 18 gute Blätter und dazu eine Anzahl nicht mit in Rechnung zu stellender, durch braune Farbe schon sich als abgestorben erweisender. Die von Schuppen bedeckte, für die Wasseraufnahme zur Verfügung stehende Fläche beträgt also 35136 mm^2.

Unter Einstellung der oben gewonnenen Zahlen sind an den 18 Blättern rund 1880000 Schuppen vorhanden. Jede Schuppe

braucht $\frac{1}{3216}$ mm³ Imbibitionswasser, um in Tätigkeit zu treten und fördert maximal $\frac{1}{2153}$ mm³ Wasser mit dem ersten Hub; die Gesamtmenge des bei einmaliger Benetzung von der vorliegenden Pflanze aufgenommenen Wassers beträgt also maximal 1451 mm³ Wasser.

Hier trat die Frage auf, wie sich die rechnerisch gefundene Wassermenge zu dem bei einmaliger Benetzung einer toten Pflanze aufgenommenen Wasserquantum verhalte.

Die folgenden Wägungen wurden auf Veranlassung von Herrn Prof. Dorn im physikalischen Institut zu Halle durch Herrn Dr. Wallstabe nach den von mir angegebenen Versuchsbedingungen ausgeführt. Ich bin beiden Herren für ihre Bemühungen zu großem Dank verpflichtet.

Folgende Versuchsanordnung war nach den im vorstehenden beschriebenen Ergebnissen der mikroskopischen Betrachtung einzuhalten:

Ein Stück eines trockenen Blattes, dessen Flächenausdehnung in gequollenem Zustand zunächst unbekannt war, wurde derart ausgeschnitten, daß oben und unten (an den Schmalseiten) Schnittflächen waren, während die Längsseiten von der unverletzten Epidermis mit Schuppenbelag gebildet waren. Zugleich war darauf Rücksicht genommen, das Stück von einem Blatt auszuschneiden, welches durch andere Blätter derselben Pflanze vor Verletzungen geschützt gewesen war.

Durch Eintauchen der Enden in eben an der Erstarrungsgrenze befindliches Paraffin wurden darauf die Schnittflächen geschlossen; die Temperatur des Paraffins gab die Sicherheit, daß beim Eintauchen keine weitergehende Füllung der zwischen Schuppen und Epidermis befindlichen Kapillarräume durch das Verschlußmittel eintrat.

Von diesem Blattstück wurde das Gewicht ohne und mit Paraffin ermittelt; dann wurde es zunächst 1 Minute in 75 % Alkohol getaucht, um bei der folgenden Benetzung mit Wasser ein völliges Eindringen des Wassers in die Kapillarräume zwischen Schuppen und Epidermis zu gewährleisten.

Endlich wurde das Blattstück direkt aus dem Alkohol in ein großes Quantum erwärmten destillierten Wassers gebracht und unter mehrmaliger Veränderung der Lage darin belassen. — Nach

den bei der mikroskopischen Untersuchung gewonnenen Ergebnissen durfte erwartet werden, daß völlige Quellung der Trichome eintreten, also ein Hub der vorhandenen Pumpen stattfinden werde.

Beim Herausnehmen aus dem Wasser wurde das oberflächlich anhaftende Wasser, so gut dies ging, durch Abschleudern entfernt und darauf in einem mit gut eingeschliffenem Stöpsel versehenen Wägegläschen (welches schon bei den beiden vorhin erwähnten Wägungen gedient hatte) das Gewicht des benetzten Stückes ermittelt.

Folgendes waren die Wägeergebnisse:

a) 6. Dezember 1903.

Pflanzenstück ohne Paraffin . . . . 75,78 mg,
" mit " . . . . 86,26 "
" " " , 5 Minuten in Wasser von 20° benetzt . . . . . 281,46 "
Aufgenommene Wassermenge . . . . 195,20 "

b) 13. Dezember 1903.

Pflanzenstück ohne Paraffin laut oben angegebener Wägung . . . . 75,78 mg,
Pflanzenstück mit Paraffin[1]) . . . . 85,53 "
" " " , 15 Minuten in Wasser von 25° benetzt . . . . . 325,62 "
Aufgenommene Wassermenge . . . . 240,09 "

Durch die beschriebene Benetzung wurde dasselbe Pflanzenstück im ersten Fall mit dem 2,8fachen, im zweiten mit dem 3,2fachen seines Trockengewichts belastet: die tote Pflanze nimmt also bei Benetzung ungefähr das dreifache ihres Eigengewichts an Wasser in den Schuppenbelag auf.

Nach Abbruch der Wägeversuche wurde das verwendete Blattstück aufgeweicht, unter Abzug der kleinen mit Paraffin bedeckten Enden auf seine Flächenausdehnung berechnet und diese zu zweimal 336,62 mm² gefunden. Auf die ganze Pflanze berechnet nimmt ihre mit Schuppen bedeckte Fläche bei einer 5 Minuten dauernden Benetzung (erster Wägeversuch) 10 187 mm³, bei 15 Min. Benetzung (zweiter Versuch) 12 530 mm³, wie sich gleich ergeben wird, nur in ihren Schuppenbelag auf.

1) Die Differenz im Gewicht des paraffinierten Stückes an den beiden Wägungstagen wird durch in der Zwischenzeit stattgefundene geringfügige Bestoßung des (nachher auf seine Dichtigkeit geprüften und gut befundenen) Paraffinverschlusses erklärt.

F. Versuche, ob die tote Pflanze dem Schuppenbelag Wasser entzieht.

Für die spätere Verwertung dieser Wägeresultate ist nun von Wichtigkeit die Beantwortung der Frage, ob am toten Material innerhalb der ersten bei jenen Versuchen angesetzten Quellungsdauer von 5—15 Minuten und ferner ob während der Dauer der Wägung eine osmotische Aufnahme des Wassers durch die Aufnahmezellen eintritt.

Folgende Versuche wurden in dieser Hinsicht angestellt:

a) Ein 2 cm langes Blattstück wurde in der oben angegebenen Weise mit Paraffin an den Schnittflächen verschlossen; nach kurzer Vorbehandlung in 75% Alkohol 5 Minuten in Wasser von 20° gelegt; darauf für 5 Minuten in 10% Ferrocyankalilösung von 20° gebracht, endlich, ohne Abwaschen, in verdünnte Eisenchloridlösung übertragen und darin 15 Minuten belassen.

Wenn vom toten Material während der gegenüber dem ersten Wägeversuch doppelt so langen Dauer der Benetzung in die Aufnahmezellen Wasser aufgenommen wird, muß auch die (gleiche Imbibitionskraft besitzende) Ferrocyankalilösung eindringen, es muß also die Bildung von Berlinerblau in der oberen Aufnahmezelle an Schnitten konstatierbar sein.

Dies war nicht der Fall. Das Blattstück wurde getrocknet, in trockenem Zustand geschnitten und die Schnitte in Wasser untersucht. Berlinerblau war in den Scheibenzellen, wesentlich weniger in den Kuppelzellen vorhanden; es fehlte vollständig in den Aufnahmezellen. Damit ist bewiesen, daß die osmotische Substanz in den (toten) Aufnahmezellen, wenigstens für die erste Füllung der Trichome, nichts von dem Wasser wegnimmt.

Zugleich ergab der Versuch nebenbei noch die völlige Versicherung, daß der Paraffinabschluß der Schnittflächen vollkommen dicht ist. Es hätte zweifelhaft sein können, ob des Schuppenbelags der Blätter wegen in dem am Erstarrungspunkt befindlichen Paraffin nicht doch die Bildung kleiner Wasserwege nach den Schnittflächen hin möglich gewesen wäre. Diese hätten bei dem geschilderten Versuch sich durch Berlinerblaubildung verraten müssen; sie waren nicht vorhanden.

b) Ein in gleicher Weise durch Paraffin abgeschlossenes Blattstück wurde nach Eintauchen in Alkohol für 5 Minuten in 10% Ferrocyankaliumlösung von 20° getaucht und dann mit dem an-

haftenden Ferrocyankalium 36 Stunden lang in der feuchten Kammer bei Zimmertemperatur gehalten.

Nach dieser Zeit wurde das gelbe Blutlaugensalz in Berlinerblau verwandelt mit dem Resultat, daß der Farbstoff überall in den Scheiben- und Kuppelzellen, nirgends aber in den Aufnahmezellen gefunden wurde.

Es findet also auch in der Zeit von 36 Stunden keine osmotische Aufnahme von Wasser ins Innere der toten Pflanze statt. Die aufgewendete Versuchszeit ist lang genug, um sogar zu dem Schluß zu führen, daß die toten Aufnahmezellen überhaupt kein Wasser mehr osmotisch den oberen Trichomzellen entziehen.

Die bei den Wägungsversuchen gefundene Zunahme des Gewichts der benetzten Pflanze muß sich also auf die periphere, außerhalb der Epidermis liegende Wasserspeicherung beziehen; sie muß sich, später genauer darzustellende Resultate hier vorwegnehmend, zusammensetzen aus dem Imbibitionswasser der Trichommembranen, dem Füllwasser der Trichomlumina, dem Füllwasser des von Trichomen und Epidermis gebildeten Kapillarsystems und schließlich dem oberflächlich liegenden, nicht durch Imbibition in die Trichommembranen aufgenommenen Benetzungswasser.

IV. Die Zuleitung des Wassers zu den Trichompumpen.

A. Die Funktion des Flügels der einzelnen Schuppe.

Nachdem im vorstehenden die Mechanik der Pumptrichome von *Tillandsia* ihre Erklärung gefunden hat, sei untersucht, in welcher Weise die Pflanze das Wasser den Pumpen zuleitet; eine weitere Tätigkeit der Einzelschuppe und das Zusammenarbeiten der Schuppenbekleidung eines ganzen Blattes steht nun in Frage.

Der leicht zu wiederholende Fundamentalversuch dieses Abschnittes wird von Schimper[1]) wie folgt beschrieben:

> „Befeuchtet man eine dicht mit Schuppen besetzte Art,
> „etwa *Tillandsia usneoides*, *T. recurvata* oder *T. Gardneri*,
> „so geht sofort die bisherige silbergraue Farbe der Pflanze
> „in Reingrün über. Ein kleiner Wassertropfen, auf ein
> „solches Blatt gelegt, verhält sich ganz ähnlich, wie auf
> „Fließpapier; er verschwindet in einigen Sekunden und

1) Schimper, l. c., p. 70.

„hinterläßt einen dunklen Fleck. Diese Erscheinung zeigt
„uns, daß die Epidermis sehr benetzbar ist, sodaß die Luft
„zwischen den Haaren schnell verdrängt wird, eine Eigen-
„schaft, welche sonst stark beschuppten Blättern vieler
„nicht epiphytischer Bromeliaceen vollständig fehlt."

Bei der Aufsaugung des Wassers durch den Schuppenbelag handelt es sich um eine kapillare Erscheinung, welche an lebenden wie toten Blättern in gleicher Weise eintritt. So vollständig ist die Verdrängung der Luft durch das Kapillarwasser, daß Stücke aus dem Herbar genommener Blätter der typisch beschuppten, extrem atmosphärischen Arten auf Wasser geworfen nach kurzer Zeit untersinken.

Die immense Benetzungsfähigkeit der Pflanze wird durch das Fehlen der Cuticula um das Trichom herum (siehe oben, p. 174), nicht aber durch die Benetzbarkeit der in Wirklichkeit unbenetzbaren Epidermis erklärt.

Rasche Einsaugung des Wassers folgt nach den Kapillargesetzen aus der dichten Stellung der benetzbaren Membranen; hier treten die Flügel der Trichome als wichtigste Organe auf und finden ihre physiologische Erklärung.

Schimper[1]) hielt sie, mit Reserve ausgesprochen, für dem Verdunstungsschutz dienende Organe:

„Es erschien mir die schützende Funktion der Flügel einer
„experimentellen Beantwortung nicht fähig, indem ihre
„Entfernung kaum möglich sein dürfte. Es kann daher
„diese Funktion nicht als definitiv festgestellt betrachtet
„werden, so wahrscheinlich sie auch ist."

Ohne Zweifel ist die Funktion der Flügel als Schutzorgan gegen Verdunstung eine sehr wichtige und wird unten genauer gewürdigt werden; noch größere Bedeutung aber haben diese Organe für die Aufnahme des Wassers.

Die Flügel der Schuppen wirken als kapillare Saugorgane, um das Wasser den Scheibenzellen zuzuführen.

Unter der Annahme, daß Trichome und Epidermis des Blattes, welche in spitzem Winkel gegeneinander geneigt sind, positive und gleiche Benetzungsfähigkeit hätten, würde der benetzende Tropfen in dem von Unterseite eines Trichoms und Oberseite der Epidermis gebildeten Winkel derart fortschreiten, daß er (vorausgesetzt die

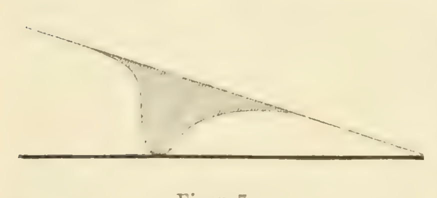
1) Schimper, l. c., p. 73.

Luft könne entweichen) schließlich in der körperlichen Ecke selbst zur Ruhe käme. Um die vollständige Aufnahme des Tropfens durch die Pumpeinrichtung des Trichoms zu ermöglichen, müßte die Adhäsion an der Oberseite der Epidermis überwunden, also eine gewisse und nicht kleine Kraft aufgewandt werden, um den Tropfen von der Epidermis loszureißen.

Nach dem oben dargestellten anatomischen Befund liegen die Verhältnisse aber anders und für die Pflanze viel günstiger.

Benetzung findet nur an den nicht kutikularisierten Zellwänden statt; das Trichom ist auch auf der Unterseite nicht kutikularisiert und deswegen benetzbar, die Außenseite der Epidermis dagegen mit Kutikula überzogen und nicht benetzbar.

Dies gegensätzliche Verhalten ist zunächst für die Verdrängung der Luft durch das Wasser von Wichtigkeit. Da das Wasser nur einseitig adhäriert und an der Schuppenmembran herabfließt, kann die Luft längs der nicht benetzbaren Epidermis entweichen; die vollkommene Füllung des Kapillarraumes wird dadurch ermöglicht.



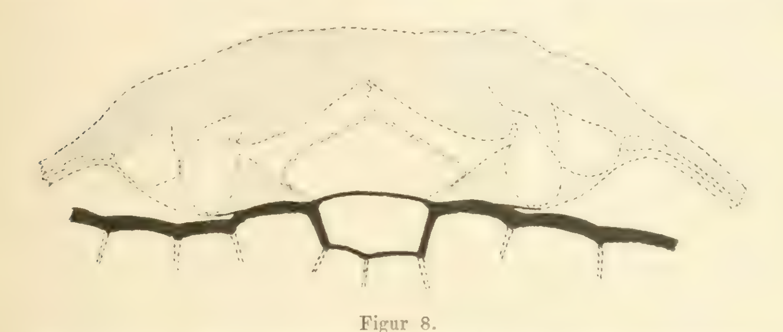
Figur 7.
Schema zur Veranschaulichung des Verhaltens eines Wassertropfens im Winkel eines Trichoms.

Ferner ist die Einrichtung geeignet, das Wasser mit der möglichst geringen Arbeitsleistung in die Trichompumpen aufnehmen zu lassen. Unter der Annahme, daß nur ein kleinstes Tröpfchen sich im Winkel zwischen Schuppe und Epidermis befinde, wird dies ungefähr die Gestalt haben, welche in Fig. 7 dargestellt ist. Oben sind die Menisken negativ, das Tröpfchen breitet sich ringsum weit aus und benetzt eine große Fläche, unten ist ein positiver Meniskus vorhanden, welcher im äußersten Fall die Kutikula gerade eben berührt. Eine Zerreißung des Tropfens bei der Aufnahme ist nicht nötig, deswegen auch kein Kraftverlust und kein Verlust an der Epidermis adhärierenden Wassers vorhanden.

Ein völliges Einsaugen des Wassers in den innersten Winkel der körperlichen Ecke unter dem Trichom findet nicht statt: aus der oben beschriebenen Verbreitung der Kutikula etwas über die Anwachsungsstelle des Trichoms hinaus flach becherförmig um die Basis der Scheibe herum (Fig. 8) folgt, daß der innerste Teil des Winkels (oder besser der körperlichen Ecke) oben und unten mit Kutikula bekleidet, also beiderseits nicht benetzbar ist. Vor dieser

beiderseits kutikularisierten Strecke bleibt der Tropfen liegen: es ist, wie oben gezeigt, diejenige Stelle, welche als verdünnte Membranstrecke für das Einströmen des Wassers in das Lumen der 8er Zellen in Frage kommt.

Die ganze Einrichtung, daß der Kapillartropfen unten nicht benetzt, also kein Wasser durch Ausbreitung auf der nicht aufnahmefähigen Epidermis und in den innersten räumlichen Ecken verloren geht, ist ein Ausdruck der höchsten Sparsamkeit mit Wasser. Die Einrichtung ermöglicht ferner das Entweichen der



Figur 8.
Schematische Darstellung der Kutikula-Anordnung an der Schuppe von *Tillandsia usneoides* L. — Tief schwarz gezeichnet sind die kutikularisierten Membranteile.

Luft und entlastet zugleich die osmotisch aus dem Trichom das Wasser heraussaugenden Zellen, da das kapillar unter den Schuppen befindliche Wasser nicht zerrissen werden muß und deswegen bei geringer Arbeitsleistung große Wasserquantitäten gefördert werden können.

B. Die Bildung von Kapillarräumen durch die Gesamtheit der Schuppen.

Nach der Erwägung der Kapillarwirkungen, welche zwischen einer einzelnen Schuppe und der Epidermis der Pflanze statthaben, sind die von mehreren nebeneinander stehenden Trichomen und damit die von dem gesamten Schuppenkleid eines *Tillandsia*-Blattes bewirkten Verhältnisse ins Auge zu fassen.

Die Verteilung der Schuppen über die Oberfläche der extrem atmosphärischen Tillandsien ist eine sehr dichte mit allseitigem ungefähr gleichem Abstand der Einzeltrichome. Insbesonders fehlt bei diesen Arten die ausgeprägte Stellung der Schuppen in Längszeilen mit größerem Querabstand, welche bei manchen

anderen, speziell terrestrisch lebenden Bromeliaceen vorkommt. Wird in der oben (p. 178) beschriebenen Weise das Bild der Trichomverteilung auf einem größeren Epidermisstück entworfen, so ordnen sich die Glieder in (unregelmäßige) Parastichen.

Ausmessungen der Schuppen und der ihnen auf der Epidermis zur Verfügung stehenden Fläche geben Auskunft über die gegenseitige Deckung der Schuppenflügel und damit über die von diesen gebildeten Kapillarräume. — Genauer untersucht wurde in dieser Beziehung zunächst *Tillandsia streptocarpa* Bak.

Bei dieser Art sind aus später anzuführenden Gründen die Schuppenflügel einseitig stark verlängert, nach den anderen Seiten rings um das Schild herum ziemlich schmal. Aus den unregelmäßig gezackten Umrissen wurden durch viele Messungen die Mittelwerte von Schildbreite und kleinstem Durchmesser des Flügels am Schild bestimmt: ersterer beträgt 177 μ, letzterer 247 μ. — Auf 1 mm^2 kommen bei der Pflanze 53 Schuppen (siehe oben, p. 178), welche gegenseitig ungefähr gleichen Abstand haben.

Nach diesen Ziffern beträgt die Fläche des Schildes 0,0246 mm^2, der ganzen Schuppe 0,0479 mm^2; die 53 Schuppen würden, ohne Deckung ihrer Ränder, nicht 1 mm^2, sondern 2,544 mm^2 einnehmen. — Daraus folgt, daß eine sehr starke Deckung stattfindet, und zwar beträgt die gedeckte Fläche der Schuppe 0,0290 mm^2, die ungedeckte 0,0189 mm^2: Gedeckt liegen von der ganzen Schuppenfläche ungefähr $^{3}/_{5}$, ungedeckt dagegen ungefähr $^{2}/_{5}$.

Zur weiteren Verrechnung dieser Größen wurden zwei konzentrierte Kreise gezeichnet im Größenverhältnis von Schild und Schuppe. Naturgemäß gibt ein Sektor, der $^{2}/_{5}$ des ganzen Kreiswinkels groß ist, die Größe der ungedeckt bleibenden Fläche. Dabei ist außer acht gelassen, daß vom Schild nicht nur ein Sektor frei bleibt; denn unter der Voraussetzung, daß die Schuppen auf Geraden angeordnet seien, deren sich im $mm^2 = \sqrt{53} = 7{,}28$ finden, ergab sich, daß die übergreifenden Flügelteile ungefähr $^{1}/_{3}$ des Schild-Durchmessers decken müssen.

Infolgedessen kommt für die Berechnung des unbedeckt bleibenden Schildteils nicht nur der $^{2}/_{5}$ des Schildes einnehmende Sektor (= 0,0058 mm^2) in Betracht, sondern auch noch der Sektor, welcher begrenzt wird von Radien, die = $^{1}/_{3}$ des Schildradius sind und einen Winkel von $^{3}/_{5}$ des Kreiswinkels = 216° einschließen (also $^{2}/_{45}$ der Schildfläche bildet), also = 0,0016 mm^2 groß ist. Die Genauigkeit erhöht sich noch, wenn man beachtet, daß einer-

seits beide der zu addierenden Größen nach unten abgerundet sind, während zugleich anderseits bei Hinzunahme des zweiten kleinen Sektors der erste größere Sektor um ein weniges verkleinert werden muß. — Die Summe der beiden Sektoren beträgt 0,0074 mm^2; dies ist der freibleibende, nicht gedeckte Teil des Schildes.

Die freibleibende Fläche des Flügels wird durch Subtraktion des freibleibenden Schildteils von $^2/_3$ der ganzen Schuppenfläche, somit = 0,0115 mm^2 gefunden.

Wie unten auszuführen sein wird, kommt für die Verdunstung der Pflanze gegen Ende ihrer jeweiligen Austrocknung wesentlich die Abgabe aus den Deckelwänden der Scheibenzellen in Betracht; die Berechnung des frei der Luft ausgesetzten Teils der Scheibe ist deswegen nicht ohne Wichtigkeit.

Welche Bedeutung sie besitzt, mag daraus erhellen, daß aus der Rechnung ein für die Wasseraufnahme von *Tillandsia streptocarpa* Bak. bemerkenswertes morphologisches Detail seine Erklärung findet:

Vorgreifend sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß bei dieser (und einer ganzen Anzahl anderer Spezies der Gattung), wie Fig. 20, 21 zeigt, die Trichomflügel einseitig in lange, zungenförmige Flächen ausgezogen sind. Diese Zungen decken immer; sie sind im trockenen Zustand aufgerichtet und stehen, als haarartige Gebilde schon dem unbewaffneten Auge sichtbar, frei in die Luft. An ihnen schlägt sich der Tau vorzugsweise nieder. Da nach der ohne weiteres durch mikroskopische Betrachtung ihre Bestätigung findenden Rechnung jede Zunge sich über dem Schild der Nachbarschuppe aufrichtet, läuft das kondensierte Tauwasser sofort auf dies Schild herab, wird hier durch Imbibition in die Deckelwände der Scheibenzellen aufgenommen und setzt die Pumpeinrichtung in Tätigkeit.

1. Das Volum der Kapillarräume und seine Änderungen bei Benetzung und Austrocknung.

Durch die weitgehende gegenseitige Deckung der Schuppen wird ein sehr ausgebreitetes System von Kapillarräumen geschaffen. Daß ein einzelner Wassertropfen nicht nur von einem einzigen Trichom, sondern von Hunderten ausgenutzt wird, geht aus der Würdigung der Größenverhältnisse von Wassertropfen und Schuppen sowie aus der (vgl. oben p. 182 die Beschreibung des Benetzungsverlaufes) Beobachtung hervor, daß jeder eingesogene Tropfen auf

ein größeres Gebiet sich kreisförmig verteilt. Die völlige Füllung der Kapillarräume durch das Wasser erhellt aus der absoluten Farbenänderung des befeuchteten Stückes aus Weißgrau in tief Grün; nur durch Verdrängung aller Luft aus den Kapillaren kann die den weißgrauen Farbenton trockener atmosphärisch lebender Tillandsien hervorbringende totale Lichtreflexion an den Membranen der Flügel beseitigt werden. Die völlige Benetzbarkeit der Schuppen und zugleich die Unbenetzbarkeit der Epidermis ist, wie oben dargelegt, Vorbedingung für derartig vollkommene Füllung der Kapillarräume.

Hier sei darauf hingewiesen, daß die für die lebende Pflanze in Betracht kommende Summe des Volums der Kapillarräume sowohl aus dem nachher zu schildernden Verlauf der Verdunstungslinie wie auch (noch leichter) in folgender Weise berechenbar ist:

Ist das Volum des Wassertropfens, welches leicht durch Dosierung einer sehr genau graduierten Pipette abgemessen werden kann, bekannt (V) und nachher der Durchmesser der kreisförmigen, durch die Benetzung grün gewordenen Fläche, so ergibt sich das Volum der wassergefüllten Kapillaren daraus, daß das bekannte Wasservolum verwendet wurde: als Quellungswasser der Trichom-Membranen (A), zur Füllung der Trichom-Lumina beim ersten Hub (B), als Füllwasser der Kapillaren (X). Ferner ist noch den Trichomen äußerlich anhaftendes Wasser, welches ohne direkten Nutzen für die Pflanze verdunstet und nur indirekt durch Erzeugung von Verdunstungs-Kälte nützt (C), zu berücksichtigen. — Die Größen $A + B$ sind direkt durch Ausmessung von ungequollenen und gequollenen Schuppen ermittelbar (siehe oben, p. 176); C ist auf sofort anzugebendem Weg bestimmbar. Also ist $X = V - (A + B + C)$.

Dabei ist nun zu beachten, daß die zur Bestimmung von C zu machende Wägung an toten (ad hoc von der zu untersuchenden Pflanze zu trocknenden) Blättern, welche (vgl. oben, p. 182) die Gewähr bieten, daß kein Wasser osmotisch aufgenommen wird, ausgeführt werden muß.

Die zur Bestimmung von C dienende Wägung beruht auf folgender Überlegung: Wird das Blatt maximal benetzt, so muß den Trichomen äußerlich anhaftendes Wasser vorhanden sein. Dies ist nicht (durch Imbibition) fixiert; es verdunstet also rascher als das Imbibitionswasser der Membranen. Werden in raschen Intervallen Wägungen vorgenommmen (was zweckmäßig in der Weise geschieht, daß der wandernde Zeiger der Wage beobachtet wird),

so muß die Abfallslinie solange steil gehen, als noch frei verdunstendes Wasser vorhanden ist; sie muß weniger steil werden in dem Moment, wo nur noch imbibiertes Wasser verdunstet. Aus der Lage der Knickung der Abfallslinie ist ohne weiteres die Menge des freien Benetzungswassers ablesbar.

Einwandsfreie Resultate, welche erlauben, die Knickungsstelle in der Abfallslinie klar zu erkennen, können nur dann erzielt werden, wenn für starke Benetzung des zu wägenden Pflanzenteils gesorgt, wenn dieser frei aufgehängt wird und endlich genügend hohe Lufttemperatur die Verdunstung des Wassers sich rasch abspielen läßt.

Da die vorhin (p. 180) dargestellten Wägungen im Wägegläschen stattfanden, war bei ihnen die Knickung der Abfallslinie zwar vorhanden, aber für Berechnungen nicht genügend markiert; es wurde deshalb ein neuer Versuch unternommen.

Ein Blattstück von *Tillandsia streptocarpa* Bak. wurde gewogen, mit Paraffin beiderseits verschlossen, wieder gewogen, mit einer Drahtschlinge versehen und auch davon das Gewicht ermittelt.

Ohne vorherige Benetzung mit Alkohol wurde das Blattstück darauf 30 Minuten lang derart in Wasser von 25° gelegt, daß der Draht nicht weiter, als dies unbedingt erforderlich war, ins Wasser kam.

Die ermittelten Gewichte waren folgende:

Blattstück trocken, ohne Draht	157,91 mg,
„ „ mit „	193,79 „
„ „ „ „ und Paraffin	218,79 „
„ benetzt, „ „ „ „	590,84 „

Die Wägung des frei aufgehängten Blattstücks begann am 16. Dezbr. 1903, Vorm. 9 h 30′; Gewichtsbestimmungen wurden bis 11 h 8′ alle 2 Min. gemacht mit Ausnahme der Pause von 10 h 47′ bis 10 h 54′; von 11 h 8′ ab wurden die Wägungen mit Intervallen von je 10 Min. ausgeführt bis 1 h 55′. — Von 2 h 53′ bis 3 h 0′ erfolgten nochmals vier Wägungen. — Barometerstand während des Versuchs 750,24 bei 0°; Temperatur konstant 15,8°; Luftfeuchtigkeit 7,04 g pro cm³.

Das benetzte Blattstück wog zu Anfang des Versuchs 590,84 mg. Bis zum 9 h 59′ erreichten Gewicht von 548,80 mg geht die Linie, welche die graphisch dargestellten Wägungsziffern verbindet, absolut gerade; von dem um 9 h 59′ erreichten Punkt ab nimmt die Ver-

dunstung wenig, aber bei der Genauigkeit der Wägungen deutlich ab. Bei 9 h 59′ und Gewicht 548,80 mg liegt die gesuchte Knickung in der Linie, von da ab geht diese wieder bis 12 h 46′ und 286,58 mg als vollkommene Gerade weiter. Der Winkel, welchen die sich im Knickungspunkt schneidenden Geraden bilden, beträgt unter den eingehaltenen Versuchsbedingungen 3° 20′.

Nach den eben angegebenen Ziffern hat das Blattstück bei der Benetzung 372,05 mg Wasser aufgenommen; davon ist freiliegendes, weder in die Kapillaren noch in die Membranen und Lumina der Schuppen aufgenommenes Benetzungswasser 42,04 mg.

Die Methode dieser Bestimmung wurde deshalb so genau dargestellt, weil sie für die spätere Aufstellung der Wasserbilanz der lebend untersuchten *Tillandsia*-Arten von Wichtigkeit ist. — Einige weitere Angaben, die aus dem ferneren Verlauf der Verdunstungslinie abzunehmen sind, seien weiter unten gemacht.

Eine Berechnung der Summe der Kapillarvolumina nach der ersten (p. 188 skizzierten) Methode ist bei der trockenen Pflanze nicht möglich, weil infolge der stattgehabten Zersetzung und Entfärbung des Chlorophylls beim Trocknen sich die Grenzen der kapillaren Ausbreitung eines benetzenden Wasservolums nicht genau bestimmen lassen. Auch würde eine derartige Berechnung keinen zutreffenden Schluß auf die Verhältnisse des Lebens zulassen, da an totem Material die Fehlergrenzen bei den vor stattgehabter Benetzung außen übermäßig erweiterten Kapillaren viel zu groß wären.

Über die Änderungen im Volum der Kapillaren bei der Austrocknung gibt ein für das Verständnis der gesamten Verhältnisse wichtiges Experiment genügend genauen Aufschluß:

Legt man ein trockenes, dem Herbar entnommenes Blatt von *Tillandsia usneoides* L. (Arten mit größeren Blättern, also auch *T. streptocarpa* Bak. eignen sich nicht gut für den Versuch, weil die Bilder nicht übersichtlich genug sind) unter das Mikroskop und betrachtet mit schwacher Vergrößerung das Vordringen von Wasser in und an der Schuppenbedeckung (vom Wassertropfen aus schiebt sich rasch ein Wassermantel über das ganze Organ), so sieht man eine deutliche und charakteristische Lageveränderung der Schuppenflügel. Die vorher stark abstehenden Flügel senken sich und legen sich aufeinander.

Aus den Fig. 3 und 4 geht hervor, daß diese Bewegung der Flügel die mechanische Folge der Quellung der Deckelwände des Schildes ist.

Durch diese Lageveränderung der Flügel geht zwar, wie unten auszuführen sein wird, ihr für die Tau-Kondensation besonders günstiges Abstehen in der Luft verloren, aber die Kapillaren werden nach außen verkleinert, das kondensierte Wasser wird vollkommener aufgenommen und insbesondere fester gehalten.

Die zweite mikroskopische Beobachtung, welche hier angezogen werden muß, ist folgende:

Läßt man unter dem Mikroskop einen Schnitt wechselnd quellen und eintrocknen (siehe oben, p. 166), so beobachtet man, daß bei der Austrocknung die Scheibenteile der Schuppen (welche sich partiell decken, vgl. p. 186) sich fest aufeinander pressen, bei der Quellung dagegen sich von der Epidermis entfernen. Daraus geht hervor, daß die innern, nach der Epidermis des Blattes zu belegenen Kapillarräume sich bei der Benetzung des Blattes erweitern. — Die Erweiterung ist zwar relativ bedeutend, aber absolut so gering, daß die Kapillarität in diesen Räumen niemals aufgehoben wird; es findet zunächst eine Speicherung des Wassers statt. Zugleich kommt aber die Erweiterung der innern Kapillaren auch der Verschiebbarkeit des aufgenommenen Wassers zugute, d. h. der kapillaren Ausbreitung des gegebenen Wasserquantums in benachbarte, noch unbenetzte oder nicht völlig gefüllte Kapillaren, bis alles Wasser in die inneren, nach der Epidermis zu belegenen Kapillarräume aufgenommen ist.

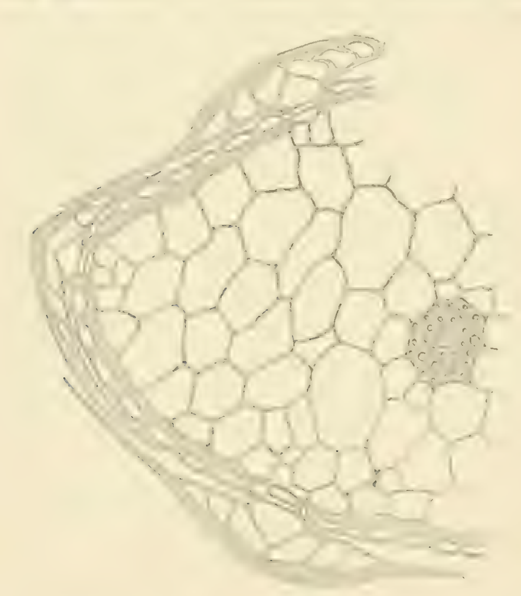
Beide durch die Quellungsbewegung der Schuppen bewirkten Änderungen in der Größe der Kapillarräume, sowohl die Verengerung der äußern (der Ausführungsräume) wie die Erweiterung der inneren (der Speicher- und Fortleitungsräume) sind zweckmäßige Anpassungen, welche die Wasseraufnahme unterstützen.

Die Austrocknungsbewegung der Schuppen dagegen schützt das in den Pflanzenleib (das Mesophyll) aufgenommene Wasser vor Verdunstung und reckt zugleich die Flügel wieder in die Luft, um bei Abkühlung derselben neue Taubildung hervorzurufen.

2. Verbindung der Kapillarräume untereinander und besondere Ausbildungen derselben.

Je weiter hin das System der Kapillarräume sich erstreckt, umso vollkommener wird das benetzende Wasser aufgesogen. Das Ideal der Ausdehnung des Kapillarnetzes wird erreicht, wenn nicht nur alle Schuppen des Blattes, sondern auch alle der ganzen Pflanze

in kapillarer Verbindung stehen. Am leichtesten ist dies bei stielrundem, insbesondere keine die Verbindung unterbrechende scharfe Blattränder aufweisendem Blatt zu erreichen. Tatsächlich sehen wir alle extrem atmosphärisch lebenden und zugleich den Tau kondensierenden *Tillandsia*-Arten nach stielrunden Blättern streben und es ist wohl kein Zufall, daß die Art, deren Blätter durchaus den Stämmchen gleichen und mit ihnen durch ununterbrochenen Schuppenbelag in völliger kapillarer Verbindung stehen, daß *Tillandsia usneoides* L. weitaus die größte geographische Verbreitung besitzt. Die Zahl der Arten, welche, ohne gegenseitige Verbindung verschiedener Blätter, stielrunde Blätter oder solche mit derart gerundeten Kanten haben, daß die normalen Schuppen die Kapillarverbindung über die ganze Blattfläche weg herstellen, ist bei den Untergattungen *Phytarhiza* und *Diaphoranthema* übergroß.



Figur 9.
Querschnitt durch den Blattrand von *Tillandsia coarctata* Gill. mit auf der Kante stehender Anschlußschuppe. Vergr. 280 : 1.

Nur bei wenigen Arten der genannten Untergattungen (zB. *Tillandsia angulosa* Griseb., *T. coarctata* Gill.), häufiger dagegen bei § *Anoplophytum* und § *Platystachys* treten so scharfe Blattränder auf, daß besondere Anschlußschuppen (Fig. 9) die kapillare Verbindung von Ober- und Unterseite des Blattes vermitteln müssen. Diese Trichome haben, wie die beigegebene Figur von *Tillandsia coarctata* Gill. zeigt, eine gekielte, dachförmige Gestalt; sie liegen auch in gequollenem Zustand der Epidermis relativ dicht auf und werden einerseits von den Nachbarschuppen der Oberseite, anderseits von denen der Unterseite gedeckt.

Noch bemerkenswerter ist die durch besondere Randschuppen hergestellte Kapillarverbindung bei zwei Arten, nämlich bei *Tilland-*

sia variegata Cham. et Schdl. und *T. bulbosa* Hook. — Hier sind, wie dies Schimper[1]) für die letztgenannte Art genauer beschreibt, die Blätter dauernd derart schlauchförmig eingebogen, daß sie eine vollkommene Röhre bilden. Ein Rand deckt und liegt fest dem Rücken des andern Randes angepreßt. Hier kann nun die Kapillarverbindung des Wassers von einem Rand zum andern quer über die Mitte ohne weiteres erfolgen. Um den Weg aber abzukürzen, sind auch hier besonders ausgebildete Anschlußschuppen (Fig. 10) längs des ganzen deckenden Randes vorhanden. Dachförmige Gestalt derselben würde hier den Zweck verfehlen; deshalb sind



Figur 10.
Querschnitt durch den Blattrand von *Tillandsia variegata* Cham. et Schdl. mit Anschlußschuppe. Vergr. 250 : 1.

die Flügel asymmetrisch nach außen gewaltig verlängert, legen sich dicht auf die normalen Schuppen des Blattrückens in der Nähe des gedeckten Blattrandes und stellen so die kapillare Verbindung her.

Eine biologisch abweichende Stellung von den übrigen atmosphärischen Bromeliaceen wird dadurch den beiden genannten Arten (und ebenso, wie es scheint, einigen Spezies der Untergattung *Pseudocatopsis*, welche merkwürdigerweise wie jene nach Herrn Ules Mitteilung je eine besondere Ameisenart in ihren Rosetten beherbergen) ermöglicht. Es sind Rosettenformen mit großen, knollenförmigen Wasserreservoirs, die aber nicht durch freien Einlauf des Regenwassers in rinnenförmigen Blattoberseiten, sondern durch kapillare Zuleitung im Schuppenbelag gefüllt werden. Von Wichtigkeit für diese Formen ist, daß das Wasser in die Kapillar-

1) Schimper, l. c., p. 75.

räume der geschlossenen Blattröhre rasch hineinkommt; der Weg wird abgekürzt durch die geschilderten Anschlußtrichome.

Wie vollkommen der gegenseitige Anschluß der Kapillaren um ein *Tillandsia*-Blatt der extrem atmosphärischen Form herum ist, zeigt die Möglichkeit, es als Heber zu benützen. Krümmt man ein frisches Blatt (sehr schön geht der Versuch zB. bei *Tillandsia streptophylla* Scheidw.), stellt es in ein Glas Wasser und sorgt dafür, daß der über den Rand des Glases überhängende Blatteil tiefer liegt als das Niveau des Wassers, so wird dies rasch abgehebert.

Eine Vergrößerung des für die erste Aufsaugespeicherung des benetzten Wassers (welches nachher durch die Trichome ins



Figur 11.
Tillandsia xiphioides Ker. Querschnitt durch die Blattunterseite.
Vergr. 250 : 1.

Mesophyll gepumpt werden soll) wichtigen Kapillarraums, also gewissermaßen ein Reservoir, aus dem die Pumpen gespeist werden können, zugleich auch eine intensive Vermehrung der Pumpen selbst stellen mit Schuppen ausgekleidete Skulpturen der Blattfläche, insbesonders tiefe Längsriefen derselben, dar.

Bei nur wenigen Arten kommen sie vor; merkwürdigerweise haben zwei verschiedene Untergattungen (*Aerobia* und *Platystachys*) unabhängig die gleiche Anpassung ausgebildet (*Tillandsia xiphioides* Ker, *T. arequitae* André, *T. pruinosa* Sw., *T. caput-medusae* Ed. Morr., *T. purpurea* R. et Pav.).

Die Abbildung dieser Anpassung (Fig. 11) schon zeigt, daß neben der Vergrößerung des kapillaren Systems und der Vermehrung der Pumptrichome durch derartige Riefen zugleich ein Verdunstungsschutz für die in den Versenkungen befindlichen Schuppen geliefert wird, eine Ausbildung, die in noch erhöhtem Maße sich bei *Tillandsia rectangula* Bak. findet. — Auch hiervon eine Abbildung zu geben erübrigt sich, da der Blattquerschnitt dieser Art einer sehr bekannten Figur, nämlich dem Querschnitt durch das cölosperme Endosperm von *Conium maculatum* L. gut entspricht. Als tiefe, nach innen stark erweiterte Rinne ist hier die Blattoberseite der Unterseite eingesenkt; die Blattränder berühren sich in trockenem Zustand völlig, in nassem beinahe. Das von den Schuppen in der großen Höhlung gebildete Kapillarsystem kann nur vom Blattrücken



Figur 12.
Tillandsia coarctata Gill. Querschnitt durch die äußersten Teile des Blattes, nahe der Blattscheide. Vergr. 280 : 1.

her gefüllt werden; enthält es aber (von Regenfällen herstammendes) Wasser, so ist dies vor jeder Verdunstung geschützt.

Eine auf anderem Wege erzielte Vergrößerung der Kapillarräume ist relativ selten; sie kommt nur bei der durch die Dicke ihres Schuppenbelags fast abnorm erscheinenden *Tillandsia Sprengelii* Kl. sowie bei wenigen sehr kleinen, aber in viele dicht gedrängte Stämmchen geteilten kryptogamoiden Formen vor, welche sich schon durch ihren moosartig-polsterförmigen Wuchs vor allzu großer Verdunstung schützen, nämlich bei *Tillandsia coarctata* Gill. (= *T. bryoides* Griseb.), *T. pusilla* Gill. (= *T. lichenoides* Hieron.), *T. virescens* R. et Pav. — Hier treten (Fig. 12) papillös vorgezogene Epidermiszellen auf, welche die Schuppenflügel hindern, völlig herabzusinken und stets relativ sehr große Kapillarräume zwischen sich garantieren.

Eine Verbindung beider Prinzipien der Kapillarenvergrößerung, nämlich tief eingesenkte, mit Schuppen bekleidete Buchten und

zugleich die Flügel der Schuppen von der Epidermis abhaltende Hörner, wurde bei der gleichfalls kryptogamoiden *Tillandsia loliacea* Mart. gefunden und in Fig. 13 dargestellt.

3. Die Verdunstung des Wassers in den Kapillaren und aus den Trichommembranen.

Während bisher nur das Verhalten des tropfbar flüssigen Wassers unter den Schuppen in Frage kam, ist nun nicht uninteressant, die Verdunstungsvorgänge zu verfolgen.



Figur 13.
Tillandsia loliacea Mart. Teil eines Blattquerschnittes. Vergr. 300 : 1.

Daß bei reichlicher Benetzung nicht alles Wasser sofort durch die Saugpumpen aufgenommen wird, geht daraus hervor, daß eine in Wasser getauchte lebende *Tillandsia* noch lange grün bleibt. Nur tropfbar flüssiges Wasser kann die Lichtzerstreuung an den Schuppenmembranen aufheben, nicht aber Wasserdampf. Bei dem sonnigen Standort aller extrem atmosphärischen Tillandsien ist

aber sicher, daß sehr rasch auch in den Kapillaren Verdunstung eintreten muß.

Hier sei daran erinnert, daß die gesamten Trichome und damit auch die Schuppenflügel nicht kutikularisiert sind; daß die Wassertropfen das Trichom benetzen, nicht aber die Epidermis. Solange überhaupt noch tropfbar flüssiges Wasser in den Kapillaren vorhanden ist, hängt es an den Membranen der Schuppen, müssen diese also maximal mit Wasser imbibiert sein. Aus den imbibierten, nicht gegen die Luft abgeschlossenen Membranen findet selbstverständlich Verdunstung statt, wenn die äußere Luft nicht dampfgesättigt ist. Solange die Membranen Wasser verdunsten, findet weiter Wärmebindung, also Abkühlung, statt.

Demnach wird, solange noch Wasser unter den Schuppen sich befindet, bei Temperaturerhöhung der Atmosphäre (wie sie unter der Einwirkung der Sonne jeden Tag stattfindet), wenigstens solange die Luft bewegt ist (und die extrem atmosphärischen Tillandsien wachsen, soweit ich dies übersehen kann, nur an Stellen, die dem Wind zugänglich sind, ja sie suchen zugige Standorte) ein fortgesetzter Wechsel des Aggregatzustandes des Wassers eintreten: Wasserdampf in den Kapillaren wird infolge der Wärmebindung, welche durch die auf der Außenseite der Schuppe stattfindende Verdunstung dauernd erfolgt, stets wieder flüssig, sobald ein den äußern Druck übersteigender Gasdruck in den Kapillaren vorhanden ist. Es wird demnach, solange noch flüssiges Wasser in den Kapillaren sich findet, stets Druckkonstanz außen und innen herrschen.

Daraus folgt zunächst, daß der Wasserverlust, welcher aus den Ausmündungen der Kapillaren stattfindet, nur sehr klein sein kann. Aus ihnen entweicht Wasser nur durch Diffusion in die äußere Luft; bei der bedeutenden Reibung des Gases in den Kapillaren wird der Diffusionsverlust minimal sein.

Im wesentlichen trifft deswegen die Verdunstung nur das Imbibitionswasser der Schuppenmembranen. Da dies Wasser nun nicht frei liegt, sondern zwischen die Mizellen der imbibierten Membran eingelagert ist, unterliegt der Verdunstung wesentlich nur besonders festgehaltenes Wasser, sie muß also relativ langsam verlaufen.

Dies stimmt mit den Ergebnissen des oben mitgeteilten ersten Wägungsversuchs überein: Das tote Blattstück jenes Versuchs wog am 6. Dez. 1903 Vorm. 11 h 8′ = 277,54 mg; es wog am 7. Dez.

1903 Vorm. 10 h 8′ = 162,94 mg, hatte demnach in 23 Stunden (bei Temperatur konstant = 10,2° und Druck 744 mm) nur 114,60 mg Wasser abgegeben und hielt noch 48,34 mg des kapillar aufgesaugten Wassers. — Dabei ist allerdings besonders hervorzuheben, daß dies Blattstück sich dauernd in dem (offenen) Wägegläschen und im abgeschlossenen Raum des Wagekastens befand. Bei völlig unbehinderter Verdunstung, wie sie durch die Bedingungen des dritten Wägeversuchs angestrebt wurde, geht die Abgabe des Wassers rascher vor sich.

Nach diesen Erwägungen ist der weitere geradlinige Verlauf der bei langdauernden Wägungen gefundenen Abfallslinie verständlich. Nach der (vgl. oben, p. 190) ersten Knickung der Linie, welche durch das Verbrauchtsein des äußerlich anhaftenden Wassers ihre Erklärung findet, müßten Unregelmäßigkeiten (jedenfalls Abweichungen von der Geraden) eintreten, wenn nicht ganz automatisch der Druck in den Kapillaren dem äußern Luftdruck gleich gehalten würde.

Im Verlauf der völlig durchbearbeiteten Verdunstungslinie des dritten Wägeversuchs war rechnungsmäßig die Menge des in die Lumina der Scheibenzellen des Blattstücks aufgenommenen Wassers des ersten Hubes (bei einem Flächeninhalt des Blattstücks von 1369,98 mm² nach den p. 176, 177 gegebenen Ziffern berechnet = 33 mm³) um 10 h 25′ verdunstet. Bei dem von diesem Zeitpunkt und 496 mg gebildeten Punkt der Linie zeigt sich keinerlei Knickung oder Krümmung des geradlinig zur Darstellung kommenden Verdunstungsverlaufes. Bei der Dauerwirkung der Pumpen muß jeder durch Verdunstung aus den Deckelwänden im Lumen der Scheibenzellen entstehende Wasserverlust solange kontinuierlich aus den Kapillaren gedeckt werden, als darin noch reichlicher tropfbar flüssiges Wasser vorhanden ist. Erst mit dem Verbrauch dieses kann eine Änderung im Verlauf der Verdunstungslinie eintreten. Diese Änderung kann aber nicht als Knickung, sondern muß als Rundung in Erscheinung treten. Sie beginnt mit minimaler Abweichung von der Geraden um 12 h 30′ und 307,0 mg und geht wieder in eine Gerade über beim Punkt 2 h 43′ und 239,0 mg; der letztbezeichnete Punkt ist der, bei welchem nur noch gasförmiges Wasser in den Kapillaren sich findet, das ganz langsam, unter dauernder Abkühlung, durch Diffusion entlassen wird.

So kann auch aus diesem Versuch mit großer Genauigkeit das Volum der Summe der Kapillaren des untersuchten Blatt-

stücks berechnet werden: das darin aufgenommene Wasser wiegt 284,01 mg.

Ferner ist der Versuch geeignet, das Imbibitionswasser der Schuppen zu bestimmen: sein Gewicht ist die Differenz zwischen 239,0 mg und dem Trockengewicht des Blattstücks (218,79 mg); es beträgt 20,21 mg.

Nach den oben (p. 177) gegebenen Ziffern ist rechnungsmäßig das Gewicht des Imbibitionswassers = 22,58 mg zu bestimmen; die frappante, weit innerhalb der Fehlergrenzen fallende Übereinstimmung dieser Zahlen ist ohne Zweifel ein günstiger Zufall, denn wenn auch die Fehlergrenzen des Wägeversuchs minimal sind, so betragen die der Trichomausmessung doch 3 % und die vorhandene Differenz zwischen rechnungsmäßig und durch Wägung gefundenem Imbibitionswasser dürfte das sechsfache des ermittelten Wertes haben, ohne einen Zweifel an der Richtigkeit der stattgefundenen Ermittlungen zuzulassen. So ist das Resultat dieser Berechnung ein sicherer Beweis dafür, nicht nur, daß die Unstetigkeiten in der beobachteten Verdunstungslinie richtig interpretiert sind, sondern auch für die Richtigkeit der oben ausgeführten rechnungsmäßigen Bestimmung des Schuppenvolums in ungequollenem und gequollenem Zustand.

Wird dieser physikalisch exakte Wägungsversuch in die Praxis des Pflanzenlebens mit der jede Nacht stattfindenden Betauung der Blätter übersetzt, so kann als sicher ausgesprochen werden, daß, ganz abgesehen von dem durch die Stomata aus dem Mesophyll kommenden Wasser, in den Kapillarräumen dauernd feuchtere Luft vorhanden ist, als außen.

4. Verwendung der bezüglich der Kapillarräume festgestellten Ergebnisse zur Erklärung biologischer Einzelerscheinungen.

a) Epiphytische Mikroflora im Schuppenbelag.

Eine bemerkenswerte Illustration der vorstehenden Ergebnisse wird durch das Leben geliefert. Nicht nur die Wasserbehälter, welche von den Blattscheiden großer Bromeliaceen (insbesondere *Vriesea*-Arten) gebildet werden, haben ihre Vegetation von *Utricularia*-Formen und ihre endemischen Crustaceen[1], sondern auch

1) Vgl. Ule in Ber. Deutsch. bot. Gesellsch. XVI (1898), p. 308.

unter den Trichomen, insbesondere in den Schuppenwinkeln der extrem atmosphärischen *Tillandsia*-Arten, hat sich häufig eine Mikroflora angesiedelt. Unsere Fig. 14 stellt eine (größtenteils am Rand abgebrochen gezeichnete) Schuppe von *T. ionantha* Planch. dar, welche im Innenwinkel Fäden einer chlorophyllgrünen Alge (des einen, fast geschlossen zylindrischen Chromatophors wegen vielleicht *Ulothrix* spec.) beherbergt. Unter den Schuppen von *T. usneoides* L. fand sich ein *Pleurococcus*; *T. caput-medusae* Ed. Morr. war reichlich mit einem *Chroococcus* besetzt; bei *T. dependens*



Figur 14.
Tillandsia ionantha Planch. Schuppe mit Fäden einer epiphytischen Alge im Innenwinkel. Vergr. 190 : 1.

Hieron. und *T. decomposita* Bak. begegnete (oft massenhaft) *Gloeocapsa* spec.; *T. capitata* Bak. beherbergt eine niedliche *Calothrix*-Art usw.

Alle diese Algen gehören amphibischen, auch Austrocknung ertragenden Formenkreisen an; ich halte es nicht für wahrscheinlich, daß die Arten endemische Bewohner der *Tillandsia*-Schuppen sind. Sie mögen mit angewehtem Staub an ihren merkwürdigen Standort gelangt sein; dieser aber bot den Keimen reichlich Wasser zur Vermehrung und Ausbreitung.

b) Einige pflanzengeographische Probleme.

Eines der beachtenswertesten pflanzengeographischen Probleme ist vielleicht von den Betrachtungen über die an den Schuppen der extrem atmosphärischen Tillandsien stattfindende Wärmebindung ausgehend in Angriff zu nehmen: die rätselhaft weite Verbreitung von *Tillandsia usneoides* L. und einigen nahen Verwandten, insbesondere *T. recurvata* L. und *T. polytrichioides* Ed. Morr. — Nicht nur im Habitus, welcher bei zweien dieser Arten durch den Namen vorzüglich beschrieben wird, sondern auch im Vorkommen unter den verschiedensten äußeren Bedingungen haben diese Arten etwas kryptogamenartiges. Insbesondere *T. usneoides* L., dieses typischste Charaktergewächs des wärmeren Amerika, geht von den Südstaaten Nordamerikas bis an die Grenzen Patagoniens und bis an die temperierte Region Chiles. Sie steigt auch in vertikaler Richtung hoch in den Anden an; die vertikale Verbreitung teilt sie mit *T. polytrichioides* Ed. Morr.

> „Les mêmes espèces se retrouvent absolument identiques,
> „au sommet du Sorata, dans la »puna« de l'Argentine et
> „dans la forêt vierge de Rio de Janeiro“ [1]).

Mit aller Reserve sei auf folgende Möglichkeit der Erklärung für das Ertragen der verschiedensten Klimate hingewiesen:

Das Schuppenkleid dieser extrem atmosphärischen Arten könnte als Isolator wirken, welcher verhindert, daß der Pflanzenkörper die Temperaturschwankungen der Außenwelt so intensiv mitmacht, wie dies ohne die Trichome geschähe.

In heißem Klima wird bei der nächtlichen Taubildung ein größeres Wasserquantum den Kapillarräumen zugeführt werden, bei der intensiven Tagesverdunstung eine größere Wärmemenge gebunden werden, als in kühlerem Klima, wo einerseits die Tagesverdunstung, anderseits aber auch die nächtliche Betauung geringer sind. Dementsprechend wäre es nicht ausgeschlossen, daß die Innentemperatur der Pflanze (und auf die kommt es wesentlich an) eine nicht völlig parallel der Außentemperatur des Standorts verlaufende Kurve darstellte, sondern bei den kältesten wie wärmsten Standorten sich vielleicht wenig von einem Durchschnittswert entfernte.

Hinzu kommt, daß nach Verdunstung des Wassers in den Kapillaren die Schuppenbekleidung als stark wirksame Isolation gegen die Außentemperatur in Betracht zu ziehen ist.

---

1) Mez in DC. Monogr. Phanerog. IX (1896), p. LXXXII.

Inwieweit die poetische Schilderung Grisebachs[1]) von der Dattelpalme. welche durch Wasserzufuhr aus dem Boden und Verdunstung in der Laubkrone sich die Innentemperatur ermäßigt, experimentell begründet ist, weiß ich nicht. Bei den extrem atmosphärischen Tillandsien ist die Frage aber, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, der Messung zugänglich und in folgender Weise vorläufig untersucht worden:

Stahl[2]) hat die in der tierischen Physiologie schon lange geübte Methode der Messung von Innentemperaturen mit der Thermonadel auf pflanzliche Objekte bereits angewandt.

Herr Professor Dr. Dorn hatte nicht nur die Freundlichkeit, die benutzten Thermonadeln in seinem Institut herstellen zu lassen, sondern unterzog sich auch der großen Mühe, die Versuche anzuordnen und selbst zu beobachten und zu berechnen. Ich bin ihm dafür zu besonderem Dank verpflichtet.

Untersucht wurden die Differenzen von Außentemperatur und Temperatur im Mesophyll bei unbenetzten und stark benetzten lebenden Blättern von *Tillandsia streptophylla* Scheidw., welche Herr Prof. Stahl mir aus dem Pflanzenbestand des Gartens zu Jena freundlichst mitgeteilt hat.

Auf die Versuche selbst, ihre Anordnung, die beobachteten Vorsichtsmaßregeln und ihre Beweiskraft werde ich in einer spätern Arbeit zurückkommen. Hier sei nur kurz erwähnt, daß durch die Verdunstung des Wassers in dem (bei *Tillandsia streptophylla* Scheidw. sehr dicken) Mesophyll tatsächlich eine wesentliche Temperaturerniedrigung eingetreten ist, und zwar sank die Innentemperatur nach Benetzung des Blattes mit Wasser von Zimmertemperatur bis 4,079° unter die Außentemperatur, um allmählich wieder zu steigen. Aus den Versuchen geht aber hervor, daß sehr beträchtliche Wassermengen von der Pflanze aufgenommen werden müssen, um bei warmer Atmosphäre lang anhaltende Temperaturerniedrigung zu erzielen. Ob die Verhältnisse an den verschiedenen Standorten der Pflanzen derart sind, daß sich, wenigstens für eine längere Zeit des Tages, Abkühlung durch Verdunstung und Erwärmung durch Zufuhr von außen kompensieren, läßt sich nur bei Untersuchung an Ort und Stelle klarlegen. Es scheint aber, daß die Wirkung des Schuppenbelags als Isolationsmasse diese Kompensation an Bedeutung wesentlich überragt.

---

1) Grisebach, Vegetation d. Erde, ed. 2, II (1884), p. 81, 82.

2) Stahl in Ann. Jard. Buitenz. XIII (1896), 2, p. 153.

Eher könnte aus der Erwägung der bei stark beschuppten Tillandsien außerhalb der Epidermis vorliegenden Kapillarverhältnisse ein anderes pflanzengeographisches Problem wohl seine Auflösung finden: das Fehlen von *Tillandsia usneoides* L. und *T. recurvata* L. in der Hyläa, während sie sowohl im Norden (Guyana) wie im Süden (Ceará usw.), wie auch im Westen (Andenländer) häufig, ja meist massenhaft vorhanden sind.

An sich schon gibt die geringe Zahl von nur vier in der Hyläa vorkommenden *Tillandsia*-Arten zu denken, wenn sie mit den Ziffern von Mexiko (63), Kolumbien (52), Argentinien (34), Guyana (17)[1]), Rio de Janeiro (16)[2]) verglichen wird. Insbesondere aber ist, soweit ich jetzt übersehen kann, kein einziger Standort der ubiquistischen *Tillandsia recurvata* L. in der eigentlichen Hyläa mit Sicherheit nachgewiesen. In den beiden großen Hyläa-Sammlungen von Poeppig und Spruce fehlt die Pflanze; das sagt bei der Genauigkeit dieser Sammler, daß die Spezies, wenn sie überhaupt vorkommt, jedenfalls sehr selten ist und wohl in den Regenwäldern der Hyläa sich nicht findet.

Auch *Tillandsia usneoides* L. kommt, wie mir Herr Ule besonders mitteilte, in den Regenwäldern der eigentlichen Hyläa nicht vor; sie erscheint erst in den trockenen Wäldern des Übergangsgebietes wieder[3]). Gelegentlich einer zoologischen Kontroverse wurde das Vorhandensein der Art im Amazonengebiet erörtert: Huber[4]) schreibt als Resumé über diesen Punkt:

> „Que a *Tillandsia usneoides*, taõ frequente no resto da „America tropical, deve se considerar, até prova contraria, „como completamente ausente do valle amazonico."

Bei der enormen Wanderungsfähigkeit der Art als Nestmaterial der Webervögel[5]) müßte sie auch in der eigentlichen Hyläa vorhanden sein, wenn sie ihre Existenzbedingungen dort fände.

In dauernd feuchter und warmer Luft kann *Tillandsia usneoides* L. nicht gedeihen; die Kapillarräume der Beschuppung würden dauernd mit Wasser erfüllt bleiben; der Wassermantel würde aus dem extrem atmosphärischen Gewächs eine Wasserpflanze machen. — Daß dies bei einer andern Art tatsächlich vorkommt, wird unten gezeigt

1) Mez in DC. Monogr. Phanerog. IX (1896), p. LXXXVII.
2) Mez in Mart. Flor. Brasil. Bromel., p. 630.
3) Ule in Engl. Jahrb. XXXIII (1903), p. 75.
4) Huber in Boletin do Museu Paraense III (1902), Sep. p. 15.
5) Vgl. Schimper, l. c., p. 31; Huber, l. c., p. 1 ff.

werden; *T. usneoides* L. scheint sich aber nicht zum Übergang zur Wasseratmung bequemen zu können.

Unrichtige Behandlung in unseren Gewächshäusern ist der Grund, warum diese Pflanze, welche nach ihrer geographischen Verbreitung offenbar sehr anspruchslos ist, in Europa stets nach kurzer Zeit eingeht. Das Hyläaklima wird in unsern Viktoriahäusern recht gut nachgeahmt. Da hinein pflegt man eine Pflanze zu hängen, welche durch Abkühlung den Tau zu kondensieren organisiert ist und welche anderseits die Nässe verdunsten lassen muß, um atmen zu können. Ohne Zweifel würde eine weniger warme Kultur an Stellen, die dem Luftzug ausgesetzt sind, der Pflanze besser behagen. Die Taubefeuchtung könnte dann leicht durch die Wasserbrause ersetzt werden.

C. Die Kondensation des Wasserdampfes an den Schuppen.

Als letzter Punkt der physikalischen Fragen, welche an totem Material erledigt werden können, sei auf die im vorstehenden bereits mehrfach gestreifte Taukondensation durch die Schuppenhaare eingegangen. Hier kann die Behandlung der Frage eine kürzere sein, denn daß der Tau im allgemeinen stets als wichtiger Wasserlieferant der Tillandsien angesehen wurde, geht aus der ganzen Literatur hervor. — Verwiesen sei nur auf die neuste Bemerkung in dieser Frage, wo Karsten und Stahl[1]) über mexikanische Cacteenregionen schreiben:

> „Scheinbar einander ausschließende Formationen, wie die-
> „jenigen der ausgeprägten Xerophyten und der Epiphyten,
> „treten hier vereinigt auf. Die Erklärung wird einmal in
> „der außerordentlichen Genügsamkeit gerade der Tilland-
> „sien und besonders dieser bestausgerüsteten Art (*T. recur-*
> „*vata* L.), anderseits darin zu finden sein, daß bei der
> „immerhin nicht unbeträchtlichen Erhebung und dem klaren
> „Himmel dieser Cacteenregionen starke nächtliche Tau-
> „bildung eintritt, die anspruchslosen Pflanzen ihr Fort-
> „kommen ermöglicht.“

1. Unterscheidung der extrem atmosphärischen Tillandsien in Regen- und Tauformen.

Eine Unterscheidung der bei den extrem atmosphärischen Tillandsien vorhandenen Anpassungen zur Ausnutzung des Regens

1) Karsten und Schenk, Vegetationsbilder, Heft 8 (1903) ad tab. 45—47.

einerseits, des Taus anderseits wurde bisher nicht gemacht: Regen- und Taubefeuchtung wurden als für die Pflanzen gleichwertig angesehen. Dies entspricht aber den Ergebnissen der physiologisch-anatomischen Betrachtung nicht.

Nicht nur rosettenbildende Bromeliaceen, sondern auch extrem atmosphärische Tillandsien haben vielfach Regenblätter; welche Unterschiede zwischen dem Regen- und dem Taublatt dieser Formen vorhanden sind, sei an zwei Beispielen erläutert:

In Argentinien leben *Tillandsia unca* Griseb. und *T. usneoides* L. unter gleichen äußern Verhältnissen. Die erstgenannte Art, eine Bewohnerin dürrer Felsen, ist eine typische Regenform, welche das Wasser genau wie die andere mit den schuppenbesetzten Blattspreiten aufnimmt, aber doch im Bau sehr wesentlich von ihr abweicht; *T. usneoides* L. hängt an Bäumen.

Zunächst ist der ganze Bau der Pflanzen höchst verschieden. Bei *Tillandsia unca* Griseb. sind starre, wie aus Blech geschnittene Blätter zu einer festen (doch kein Reservoir an der Basis bildenden) Rosette vereinigt; *T. usneoides* L. hat den schwank-flexilen Bau, welcher bekannt genug ist[1]) und der Pflanze den bezeichnenden Namen „crin végétal" eingebracht hat.

Versuche haben ergeben, daß *T. usneoides* L. im Regen nur sehr langsam und unvollkommen benetzt wird, weil ihre schwanken Teile von den Regentropfen zur Seite geschlagen werden. *T. unca* Griseb. dagegen wird völlig und sofort benetzt, weil die Blätter den schwersten Tropfen vollkommenen Widerstand leisten.

Die Blätter beider Arten haben das typische graue Aussehen der extrem atmosphärischen Tillandsien. Nur sind die Schuppen, welche die Färbung bewirken, sehr verschieden angeordnet.

Bei *Tillandsia unca* Griseb. bilden die Schuppen einen pflasterartig festgefügten, sehr dichten Belag; unter der Lupe sehen die Blätter feinkörnig aus. *T. usneoides* L. dagegen führt spreuartig lockere, abstehende, im trockenen Zustand kleiig aussehende Trichome. Der Wasseraufsaugung dienen beide Schuppenformen in gleicher Weise, aber bezüglich des (sekundär in Frage kommenden) Verdunstungsschutzes verhalten sie sich insofern wesentlich verschieden, als die ausführenden Kapillaren bei *T. unca* Griseb. dauernd auf das geringste Durchschnittsminimum reduziert sind. Die Hauptsache aber ist, daß an der Pflasterschicht dieser Art sicher

1) Vergl. Schimper, Pflanzengeogr. (1898), p. 350, Fig. 168, 169.

keine besonders starke Taubildung auftreten kann, während die dünnen und abstehenden Flügellamellen der Tauform jede Nacht durch Ausstrahlung sich wesentlich unter die Temperatur der umgebenden Luft abkühlen und jede Nacht ganz regelmäßig eine Taubenetzung herbeiführen müssen.

Die Regenfälle sind an den Standorten von *Tillandsia unca* Griseb. (Provinzen Córdoba und Catamarca von Zentral-Argentinien) selten und durch Dürreperioden getrennt. Ein Gewächs, welches hier wurzellos ist und vom Regen lebt, muß Wasserspeicher ausgedehnterer Art, als die Kapillarräume des Trichombelages sie bieten, aufweisen. — Tatsächlich ist bei *T. unca* Griseb. eigentlich das ganze Mesophyll nur Wassergewebe und eine besonders mächtige Ansammlung typischer, sehr großer Wasserspeicherzellen zieht sich fest geschlossen von der ganzen Oberseite bis in die Blattmitte. — Bei *T. usneoides* L. dagegen sind im Mesophyll zwischen den Chlorophyllzellen nur einzelne wenige, nicht besonders vergrößerte Wasserzellen zerstreut, wie dies Schimper[1]) gut abbildet. Nur für einen Tag braucht die Tauform Reservewasser zu speichern; sie tut dies zwischen den Bedarfsstätten zerstreut und hat dadurch den Vorteil, bei der glühenden Tageshitze das Wasser auf dem kürzesten Wege den Chlorophyllzellen zukommen lassen zu können.

Schließlich treten die gleichen Prinzipien nochmals überaus klar bei der Betrachtung der Epidermisausbildung beider Pflanzen entgegen. *Tillandsia usneoides* L. hat große, dünnwandige Epidermiszellen, welche, wie der erste Blick auf den Schnitt lehrt, keine besondere Fähigkeit haben, die Verdunstung zu mindern; *T. unca* Griseb. zeigt eine Verdickung der Epidermiswände, welche direkt an die Gewölbezellschicht um die Samen der Leguminosen erinnert. Das Lumen der Zellen (welche, wie bei den meisten Bromeliaceen, sehr viel stärker nach innen als nach außen verdickt sind), ist nur als feiner Strich sichtbar. Ein stärkerer Epidermalschutz gegen Verdunstung ist kaum zu denken.

Nach diesem Vergleich von zwei extrem gegensätzlichen Arten, welche Regen- und Taublatt der extrem atmosphärischen Tillandsien repräsentieren, kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Formen, welche besonders merkwürdige Wasserspeicher, selbst in den Schuppenkapillaren, besitzen, Regenformen sind; dies ist tatsächlich bei den oben zitierten *T. xiphioides* Ker und *T. rectangula* Bak.

---

1) Schimper, Mitt. Trop. II (1888), t. III, Fig. 16.

in ausgesprochenster Weise der Fall und kann aus dem anatomischen Bau einer großen Anzahl von andern Arten (*T. vernicosa* Bak., *T. Goyazensis* Mez seien als besonders gute Beispiele noch genannt) ohne weiteres gefolgert werden. — Wenn man die Standorte der Regen- und der Tauformen miteinander vergleicht, so zeigt sich, daß jene meist Felsbewohner, diese fast ohne Ausnahme Epiphyten sind.

Schimper[1]) hat für diesen Punkt keine Erklärung finden können:

> „Daß noch andere spezielle Anpassungen an epiphytische „Lebensweise, die aufzudecken ich nicht imstande war, „existieren, geht aus dem Umstande hervor, daß viele „Arten, namentlich unter den Tillandsieen, auf Felsen nicht „oder in abweichenden Varietäten (*Tillandsia recurvata* „var. *saxicola* Hieron.) wachsen".

Die hier zitierte Form heißt *Tillandsia propinqua* var. *saxicola* Hieron.[2]) und gehört damit nicht zu der exquisiten Tauform *T. recurvata* L., sondern schließt sich an eine andere, einen Übergang von Tau- zu Regenblättern aufweisende Art an. Daß aber Arten mit typischen Taublättern besser in der Atmosphäre, solche mit typischen Regenblättern vorteilhafter am Boden, d. h. auf Felsen ihr Fortkommen finden, braucht nur angedeutet zu werden.

Nur Zwischenformen vermögen gleich gut sowohl epiphytisch wie auf Felsen zu wachsen; als nicht extrem angepaßte Formen pflegen sie aber der Konkurrenz der extrem angepaßten und deshalb günstiger konstruierten umso besser zu begegnen, je näher sie dem einen oder anderen Extrem kommen. Die Mittellinie haltende Zwischenformen sind meist auf relativ enges Gebiet beschränkt.

Eine extremer Taublattbildung sich nähernde Mittelform ist die von Schimper genauer untersuchte *Tillandsia Gardneri* Lindl., eine sehr interessante und im folgenden nochmals genauer heranzuziehende Art.

Tillandsia Gardneri Lindl. hat dichten Tauschuppenbelag und zugleich stark ausgebildetes Wassergewebe[3]) bei ziemlich großzelliger, unverdickter Epidermis. Die Art ist eine aus Regenformen entstandene und ihnen noch nächst verwandte Tauform. Wie die mit der Natur sehr gut übereinstimmenden Figuren Schimpers

1) Schimper, l. c., p. 82.

2) Hieronymus, Jc. et descript. Argent. p. 16.

3) Vgl. die Abbildung Schimpers, l. c., t. III, Fig. 6, 7.

lehren, liegt das Wassergewebe in seiner ganz überwiegenden Menge als breite Schicht auf der Unterseite des Blattes.

Bedenkt man, daß bei der Austrocknung das Wassergewebe vorzüglich schrumpfen muß, so resultiert bei seiner Lage eine der allbekannten Norm[1]) sich krümmender Blätter völlig entgegengesetzte Austrocknungsbewegung des ganzen Blattes: trocken ist dasselbe flach, wassergefüllt dagegen rinnenförmig gebogen, ja selbst eingerollt.

Die Erscheinung ist an Herbarexemplaren sehr schön zu sehen. Während bei den meisten, insbesondere den terrestrischen Bromeliaceen die gepreßten Blätter derart eingerollt sind, daß beim Aufkochen oft schmal erscheinende Blätter zu unvorhergesehener Breite sich entfalten, bestehen die Rosetten der *Tillandsia Gardneri* Lindl. aus Blättern, von denen man glauben möchte, jedes einzelne sei mit größter Sorgfalt auseinander gelegt und geglättet.

So stark ist diese charakteristische Anordnung des Wassergewebes sonst bei Tauformen nicht immer ausgebildet; *Tillandsia Schenkii* Wittm. sei als zweites, fast ebenso schönes Beispiel erwähnt. Aber wo immer Wassergewebe in Taublättern in größerem Umfang vorhanden ist, liegt es auf der Unterseite des Blattes.

Bei zwei sich physiognomisch so nahestehenden Arten, daß sie in den Gärten vielfach verwechselt werden, ist der Unterschied zwischen Taublatt mit Wassergewebe auf der Unterseite und Regenblatt mit solchem auf der Oberseite sehr typisch ausgeprägt. *Tillandsia streptophylla* Scheidw. aus Mexiko und *T. Duratii* Vis. [= *T. circinalis* Griseb.[2])] aus den Laplata-Staaten leben beide auf Bäumen und halten sich bei ihrer fast völligen Wurzellosigkeit mit den spiralig eingerollten Blattenden fest. *T. Duratii* Vis. ist eine Regenform mit anliegenden Schuppen, stark nach innen verdickter Außenwand der Epidermis, versenkten Spaltöffnungen und unter der Blattoberseite liegendem Wassergewebe; *T. streptophylla* Scheidw. entspricht anatomisch in den hier in Betracht kommenden Punkten der *T. Gardneri* Lindl. Im Herbar sind ihre Blätter flach, die der *T. Duratii* Vis. dagegen längs eingerollt-gefurcht; letztere breitet bei Benetzung die Blätter aus, um recht reichlich Regenwasser zu bekommen, erstere rollt sie bei Benetzung ein.

Die Taublätter der Tillandsien breiten sich, soweit sie nicht stielrund sind, beim Austrocknen aus; sie sind beiderseits stets

1) Vgl. zB. Tschirch in Jahrb. f. wiss. Botan. XIII (1882), p. 544 ff.

2) Abbildung zB. bei Schimper, l. c., t. V.

gleichmäßig mit Tauschuppen überdeckt und machen durch die Ebnung die Oberseite, welche am nassen Blatt vor der Luft mehr geschützt ist, gebrauchsfertig.

Hier sei auf folgenden weiteren Vorteil, den diese Austrocknungs- und Naßlage der Blätter mit sich bringt, hingewiesen:

Die Spaltöffnungen aller Bromeliaceen liegen stets auf der Blattunterseite und niemals auf der Oberseite. Dies könnte wohl bei Blättern, welche denen der oben zitierten *Tillandsia variegata* Ch. et Schdl. und *T. bulbosa* Hook. gleichen, bei denen also die Stomata von dem verdunstenden Rücken weg in die absolut windgeschützte Blattröhre hinein verlegt werden könnten, als unzweckmäßig erscheinen. Aber dann würde der an sich schon sehr geminderte Gasaustausch durch die Spaltöffnungen gänzlich unterbunden, die Pflanze würde zur Wasserpflanze trotz ihrem luftigen Standort, wenn die Stomata nicht dort lägen, wo wenigstens während eines Teiles des Tages das tropfbar flüssige Wasser verdunstet.

Deshalb ermöglicht die Einrollung der Blätter bei den bezeichneten Tauformen den Gasaustausch der Pflanze; sie hält zugleich das Kapillarwasser auf der konkaven Oberseite fester.

2. Übergang der kleinsten Formen zur Lebensweise von Kryptogamen.

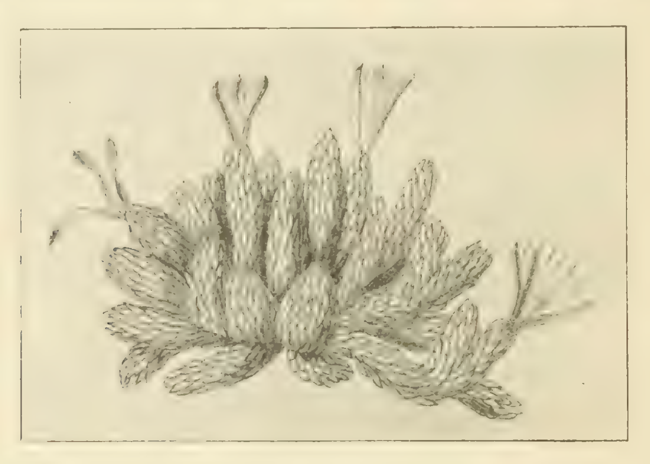
Besonders hervorgehoben sei, daß die Ausbildung des beschriebenen, den Blattquerschnitt ändernden Mechanismus für alle größeren, infolge der Maße ihrer Gewebe stärker atmenden Tauformen eine unbedingte Notwendigkeit ist; daß nur die kleinen Spezies mit geringem Gasaustauschbedürfnis dies durch Lösung der Gase im Kapillarwasser, also durch das Wasser hindurch, befriedigen können.

Diese Erklärung läßt sich durch Beobachtungen stützen, welche leicht bei *Tillandsia coarctata* Gill. zu machen sind.

Schon bei der ersten für diese Arbeit gemachten vorbereitenden Durchmusterung aller zur Verfügung stehender Arten war es mir aufgefallen, daß bei *Tillandsia coarctata* Gill. keine Spaltöffnungen zu finden waren. Genaue Nachprüfungen haben dies Ergebnis bestätigt. Bei *T. coarctata* Gill. sind die Blätter sehr klein, dabei die Schuppen sehr dicht gestellt und zugleich sehr fest aufgewachsen. Die oben (p. 178) bei *T. streptocarpa* Bak. bewährte Methode, die Epidermis durch Abschaben der Schuppen zu entblößen, geht hier

nicht so leicht. Es wurde deswegen zu dem Mittel gegriffen, einige Blätter in toto in Paraffin einzubetten und sie mit dem Mikrotom in lückenlose Serien (zunächst von 10 μ, nachher von der für die vorliegende Frage genügend dünnen Stärke von 50 μ) zu zerlegen. An den Blättern des mir von Herrn Prof. Kurz (No. 8637) gesandten Materials konnte überhaupt nicht eine einzige Spaltöffnung gefunden werden. Sollten an anderem Material solche auffindbar sein, so sind sie jedenfalls sehr selten.

Tillandsia coarctata Gill., welche (um ihren kryptogamoiden Habitus darzustellen) hier in Fig. 15 abgebildet wird, bewohnt von



Figur 15. *Tillandsia coarctata* Gill. Habitus. 1 : 1.

allen Bromeliaceen wohl die trockensten Standorte („pito de la piedra"); sie ist zugleich ihren wesentlichsten physiologischen Eigenschaften nach eine typische Wasserpflanze.

Ihr Gasaustausch geht nicht in gewöhnlicher Weise durch Spaltöffnungen, sondern in Wasser gelöst durch die Membranen.

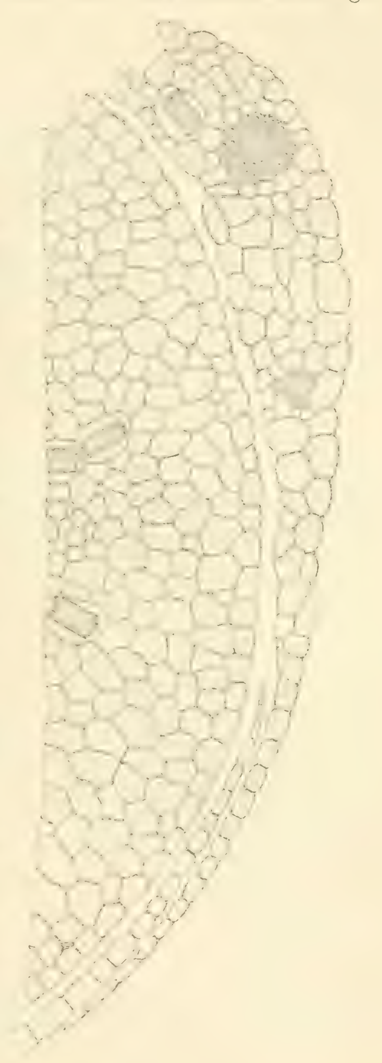
Unerwarteterweise konnten auch an Fruchtstiel und Kapsel, welch letztere vollkommen kahl ist, keine Stomata gefunden werden. Bei der Kapsel ist die Untersuchung deswegen sehr leicht, weil die ganze Epidermis eines Kapselfaches sich als farbloses Häutchen abziehen läßt. — An diesem glaube ich zerstreute, ganz außerordentlich kleine Poren in der Außenwand gesehen zu haben und halte es nicht für ausgeschlossen, daß diese dem Gasaustritt dienen.

Nur mit größter Reserve könnten diese Fragen hier erörtert werden, wenn die Blattscheiden und Stämmchen von *Tillandsia coarctata* Gill. nicht den Beweis dafür lieferten, daß hier sicher der Gasaustausch in Wasser gelöst stattfindet.

Die dünnen Stämmchen der Art sind (Fig. 16) vollkommen kahl und ringsum aufs dichteste von den fest aneinander geschlossenen Blattscheiden in mehrfacher Lage eingewickelt. Auch die Blattscheiden sind kahl; sie sind so dünn, insbesondere nach den Rändern zu in so lange einzell-lagige Flügel ausgezogen, daß ihr Querschnitt ohne weiteres an den eines Moosblattes erinnert. — Wird mit Sudanglyzerin die Kutikularisierung von Blattscheiden und Stammepidermis untersucht, so zeigen Querschnitte deutlich, daß sie unterbrochen ist; und zwar (Fig. 17) treten häufige, verdickte und geschichtete Membranstellen auf, über welchen die Kutikula fehlt. Besonders instruktiv ist auch das Flächenbild, welches in der Nähe der drei Nerven und besonders über denselben mit Sudanglyzerin tief gefärbte, lange Kutikularlinien und zwischen denselben farblose Linien nicht kutikularisierter Membran zeigt.

Die Verdickungen sind den Deckeln der Trichome analog; die Bedeutung der Stellen als Wasserdurchlaßpforten kann nicht bezweifelt werden.

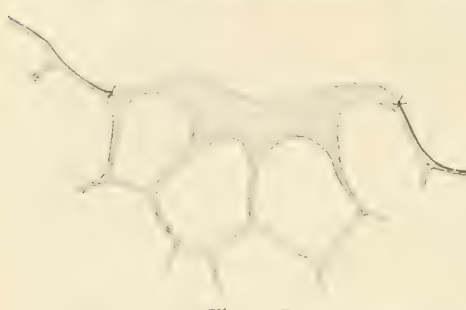
So ist nicht nur der Habitus der *Tillandsia coarctata* Gill., sondern auch ihr ganzes biologisches Verhalten dem der Moose identisch. Auch diese Kryptogamen sind biologisch Wasserpflanzen, deren Leben abhängig ist von der äußeren, kapillaren Wasserströmung[1]) und dementsprechend von der Aufnahme und Abgabe der Gase in gelöstem Zustand.



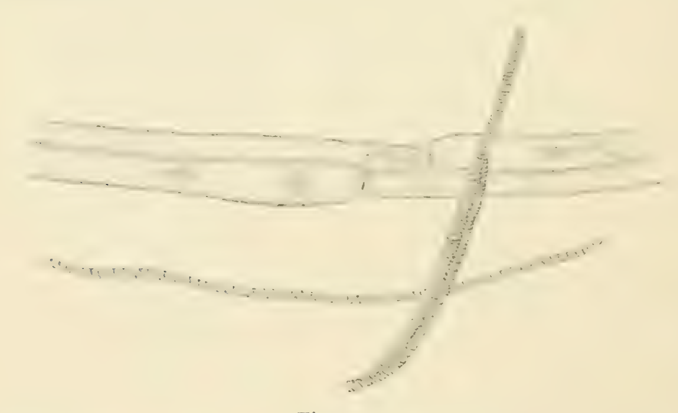
Figur 16.
Tillandsia coarctata Gill. Querschnitt durch den Rand eines Stämmchens mit zwei anliegenden Blattscheiden. Vergr. 250 : 1.

1) Oltmanns, Über die Wasserbewegung in der Moospflanze. Dissert. Straßburg 1884.

Aber noch weiter geht die Übereinstimmung. Obwohl ohne Zweifel den „plantae vasculares“ zuzurechnen, hat *Tillandsia coarctata* Gill. (und wie sie auch *T. pusilla* Gill., *T. usneoides* L. und wohl noch andere kryptogamoide Arten) keine Gefäße. Auf die Reduktion der Gefäßbündel derjenigen Arten, bei welchen das Wasser kapillar im Schuppenbelag strömt und auf dem nächsten Weg jeder Parenchymzelle von außen zugeführt wird, hat bereits Schimper[1]) hingewiesen. Untersuchungen an mazeriertem Material haben ergeben, daß bei den drei genannten Arten überhaupt nur Tracheïden in dem sehr reduzierten Holzteil der Gefäßbündel vorhanden sind (Fig. 18).



Figur 17.
Tillandsia coarctata Gill. Querschnitt durch eine Wasserdurchlaßstelle an der Blattscheide. Bei × Grenzen der als schwarze Striche gezeichneten Kutikula. Vergr. 820 : 1.

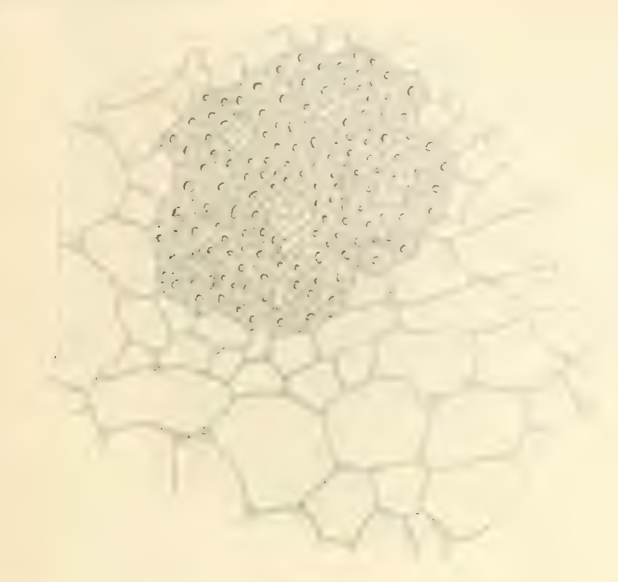


Figur 18.
Tillandsia usneoides L. Die leitenden Elemente aus dem Zentralstrang. Mazeriertes Präparat. Vergr. 120 : 1.

Der Zentralstrang von *Tillandsia usneoides* L. bietet zwar noch ein recht kompliziertes Querschnittsbild gegenüber Schnitten zB. von *T. coarctata* Gill., weil die mächtige Entwicklung des mechanischen Gewebes der hängenden Spezies etwas sehr Auf-

1) Schimper, l. c., p. 79.

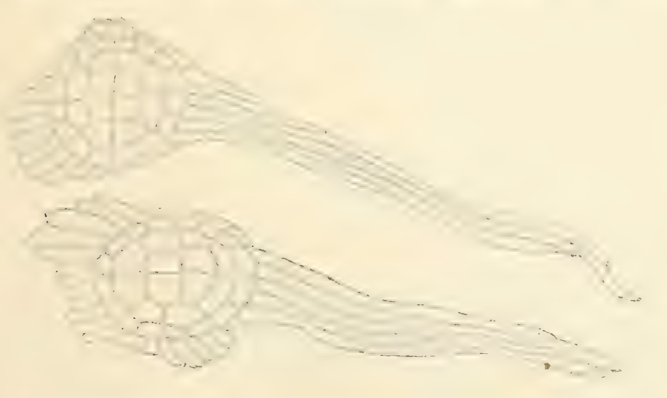
fallendes hat. Aber trotzdem ist, wie Fig. 19 zeigt, die äußerste, kryptogamoide Reduktion der in das Sklerenchym eingebetteten Gefäßbündel unverkennbar.



Figur 19.
Tillandsia usneoides L. Zentralstrang mit 7 reduzierten Gefäßbündeln. Vergr. 70 : 1.

3. Ausbildung besonderer Formen von Tauschuppen und Verhältnis derselben zur Wasserversorgung der Arten.

Wo immer Tauschuppen vorhanden sind, weisen sie in trockenem Zustand eine lockere, in die Luft gereckte Lagerung der deckenden



Figur 20.
Tillandsia Schenkii Wittm. Schuppen. Vergr. 135 : 1.

Flügelteile auf, welche mindestens ein spreuiges Aussehen der Blätter bewirkt.

Als besonders gut für die Taukondensation angepaßt sind diejenigen Schuppen zu bezeichnen, welche einseitig stark verlängert sind. Die vorgestreckte Zunge dient dann als besonders wirksamer Kondensationsapparat. Im einfacheren Fall (zB. *Tillandsia streptocarpa* Bak., *T. Schenkii* Wittm., Fig. 20) ist die Zunge glattrandig; größere Flächenausbreitung und noch intensivere Wärmeabgabe wird durch Teilung des Randes der Zunge (zB. *T. myosurus* Griseb., Fig. 21) erreicht.

Stark entwickelte Tauzungen der Schuppen gewähren den Blättern ein besonderes, langhaariges Aussehen; am besten entwickelt ist diese Einrichtung bei *Tillandsia tectorum* Ed. Morr., wo



Figur 21.
Tillandsia myosurus Griseb. Schuppe. Vergr. 135 : 1.

die Tauzungen an Länge den Durchmesser des trockenen Blattes übertreffen, des nassen erreichen. — Auf die wichtige Regel, daß jede Tauzunge sich über der Scheibe der Nachbarschuppe aufrichtet und das kondensierte Wasser behufs Auslösung des Pumpmechanismus direkt auf die Deckelwände ablaufen läßt, wurde oben hingewiesen.

Noch eine andere besonders vorteilhafte Anordnung der Tauschuppen ist denkbar: bei flachen Blättern als breiter Saum längs des dünnen, an sich schon relativ stark wärmeausstrahlenden Blattrandes. Diese Ausbildung ist bei *Tillandsia Gardneri* Lindl. und *T. Regnelli* Mez in schönster Weise entwickelt. An der Abbildung

der letztgenannten Art[1]) heben sich außerhalb des Blattrandes mit ihm parallel verlaufende Säume deutlich ab: sie werden von den ganz abnorm großen Randschuppen gebildet. — Auch bei *Tillandsia straminea* Presl (Fig. 22) liegen die gleichen Verhältnisse vor, obgleich diese Spezies nicht näher mit den beiden vorgenannten verwandt ist: ein Zeichen dafür, daß derartige Ausbildungen mehrfach und vor ziemlich kurzer Zeit von den Arten erworben wurden.



Figur 22.
Tillandsia straminea Presl. Querschnitt durch den Blattrand.
Vergr. 250 : 1.

Nicht uninteressant ist ein Vergleich zwischen den beiden hauptsächlich differenzierten Abweichungen in der Beschuppung der Tauformen. Bei *Tillandsia streptocarpa* Bak. ist jede Schuppe in die lange Tauzunge ausgezogen, bei *T. Gardneri* Lindl. besteht nur eine relativ geringfügige Asymmetrie der Einzelschuppe auf

1) Mez in Mart. Flor. Brasil. Bromel., t. 110.

den Blattflächen, welche für die nächstverwandte *T. Regnelli* Mez anderwärts[1]) dargestellt ist. Ein bedeutendes Mehr der Tauaufnahme muß deswegen bei jener Art vorhanden sein. Dafür hat die letztgenannte viel größere Schuppen, wenn sie auch lockerer stehen. Messung und Rechnung haben ergeben:

Tillandsia Gardneri Lindl. hat Schuppen von durchschnittlichem Durchmesser von 445 μ, durchschnittlicher Schildbreite von 150 μ; dabei Zahl der Schuppen pro $mm^2 = 17$.

Tillandsia streptocarpa Bak. weist (siehe oben, p. 186) für die gleichen Größen die Ziffern 247 μ, 177 μ und 53 auf.

Die Verrechnung der letztgegebenen Zahlen ist oben (p. 186) erfolgt; sie hat ergeben, daß bei *T. streptocarpa* Bak. der größere Teil des Schildes jeder Schuppe freiliegt, also ungehindert verdunstet.

Werden die für *T. Gardneri* Lindl. gefundenen Ziffern in gleicher Weise verrechnet, so zeigt sich, daß hier die Schilder der Schuppen vollständig von den Flügeln der Nebenschuppen gedeckt werden.

Das heißt: *Tillandsia streptocarpa* Bak. nimmt Nachts mit den Tauzungen der Schuppen zwar mehr Wasser auf, verdunstet aber auch während des Tages mehr; *T. Gardneri* Lindl. dagegen verdunstet wesentlich weniger, braucht aber dafür nicht entfernt soviel aufzunehmen. Beide Einrichtungen erhalten in vollkommener Weise das Gleichgewicht von Aufnahme und Ausgabe.

4. Verhältnis der Größe der Pflanzen zur Art ihrer Wasserversorgung.

Bei Betrachtung der extrem atmosphärischen Tillandsien drängt sich die Frage auf, ob die kleine Statur aller mit den Blattspreiten allein das atmosphärische Wasser aufnehmenden Tillandsien in erkennbarem Zusammenhang steht mit der Art ihrer Wasserversorgung. — Es ist auffallend, daß keine Art, deren Blattspreiten mit Tau- oder Regenschuppen dicht besetzt sind und welche zugleich keine Wasserreservoirs im Grund der Blattrosette hat, über 0,35 m hoch wird, während der Größe derjenigen Arten, welche das atmosphärische Wasser (den Regen) in von den Scheiden der Blätter gebildeten Reservoirs aufsammeln und es daraus entnehmen, fast keine Grenze gezogen ist. An die riesigen, mehrere Meter

1) Mez, l. c., t. 110, Fig. Lep.

hohen Gestalten der *Tillandsia grandis* Ch. et Schdl. aus Mexiko, der *T. ingens* Mez aus Jamaika, der *Vriesea regina* Ant., *Vr. imperialis* Ed. Morr., *Vr. vasta* Mez aus Rio de Janeiro sei hier erinnert.

Es scheint wirklich, als ob die Wasseraufnahme durch die Schuppen der Blattspreite nicht genügt, um große Gewebemassen mit Wasser zu versorgen. Mögen die Einrichtungen noch so raffiniert sein: nach relativ kurzer Zeit muß die Wirkung der Trichompumpen auf den Blattspreiten sistieren, wenn nämlich nur noch Wasserdampf und nicht mehr tropfbar flüssiges Wasser in den Kapillaren vorhanden ist. Die Wasserbehälter dagegen, welche eine eigene Phanerogamenflora und endemische Crustaceen hervorgebracht haben, sind für die Pflanze fast unerschöpflich; aus ihnen können die Trichompumpen, ohne jemals zu kollabieren, dauernd Wasser entnehmen. Auch einfacher können die Pumpen hier sein: es erklärt sich, warum bei den meisten *Vriesea*-Arten[1]) die äußern Scheibenzellen (welche, wie oben bemerkt, auch bei *Tillandsia triglochinoides* Presl fehlen; hierauf wird in einer späteren Arbeit einzugehen sein) nicht vorhanden zu sein brauchen. Auch eine einfacher konstruierte Pumpe liefert hier genug Wasser, denn sie hat lange Zeit zur Arbeit.

Die sicherste, jede Nacht stattfindende (wenn auch vielleicht quantitativ nicht große) Benetzung erfolgt durch Aufnahme des Taus; wirklich große Quantitäten Wassers werden nur durch den Regen geliefert. Um den Regen völlig zweckmäßig auszunützen, muß eine gewisse Größe der Blätter vorhanden sein, insbesondere sind atmosphärische Bromeliaceen bedeutender Statur nicht denkbar, wenn nicht rinnenförmige Blätter das Regenwasser zum Reservoir der Blattrosette leiten. — So wird es verständlich, daß zweckmäßigerweise kleine Statur der Pflanzen und Tauaufnahme, größere Statur und Speicherung des Regenwassers sich gegenseitig bedingen.

Wie ein Paradigma, das die Natur für diese Erklärung liefert, tritt hier die Heterophyllie einiger Arten, welche Morren[2]) zuerst gefunden hat und welche ich[3]) wie folgt beschrieb, ein:

„Mr. Morren a décrit un cas d'héterophyllie dans le déve-
„loppement du même individu pour le *Tillandsia virginalis*
„Ed. Morr. Je puis ajouter que le même phénomène

1) Vgl. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanat. ed. 2 (1896), p. 208, Fig. 81.

2) Morren in Belg. Hortic. 1873, p. 138.

3) Mez in DC. Monogr. phanerog. IX (1896), p. XVII.

„s'observe aussi chez le *T. grandis* Ch. et Schdl. et il se „trouvera probablement chez les espèces affines. Pendant „longtemps (souvent pendant un laps de un à deux ans), „les plantules aussi que les jeunes repousses produisent „des feuilles étroites [soll sagen: nicht rinnenförmig], à in-„dument écailleux dense et grisâtre contrastant singulière-„ment avec les feuilles larges, glabres, luisantes et d'un „vert saturé des plantes adultes."

Die Erklärung dieser Erscheinung ist ohne Zweifel folgende: Der Sämling lebt als Taupflanze, weil er noch nicht groß genug ist, um das Regenwasser befriedigend auszunutzen; er ist schwach und zieht die jede Nacht sicher eintretende Taubenetzung zum Leben heran. Der großen Pflanze mit ihren meterlangen Blättern und mehrere Liter fassenden Reservoirs ist die Ausnutzung des Regens vorteilhafter; sie wirft die Tauschuppen ab.

Übrigens haben nicht wenige mittelgroße Formen der allerdürrsten Standorte beide Wasserquellen für ihr Leben beibehalten; ich nenne *Tillandsia dasyliriifolia* Bak., *T. aloifolia* Hook., *T. utriculata* Sw., *T. Balbisiana* Schult. fil. usw.

Nicht übergangen sei hier die Bemerkung, daß die kleine Statur der extrem atmosphärischen Formen neben der Wasserfrage auch mit bedingt sein kann durch die Menge der zur Verfügung stehenden mineralischen Nährstoffe. Während die Rosettenformen in ihren Reservoirs reichlich durch Laubfall angesammelten oder durch Ameisen[1]) beigeschleppten Detritus ausnutzen können, kommen für die extrem atmosphärischen Arten wesentlich nur die Mineralbestandteile in Frage, welche als Staub angeweht werden. Diese Nahrungsquelle ist nicht ergiebig und dürfte ebensowenig wie das Tauwasser zum Unterhalt voluminöser Pflanzengestalten genügen.

Aus den Betrachtungen über die Tauformen wird auch die bei Schimper[2]) vermerkte Tatsache erklärlich, daß diese kleinsten Arten „des sonst bei den Rosetten epiphytischer Bromeliaceen sehr starken negativen Geotropismus entbehren". Die Wirkung der Schwerkraft kann Pflanzen, wenn sie nur genügend angeheftet sind, gleichgültig sein, wenn ihre Blätter beiderseits funktionell gleichwertig, insbesondere gleichmäßig für die Wasseraufnahme eingerichtet sind und wenn Zisternen, die das Regenwasser speichern,

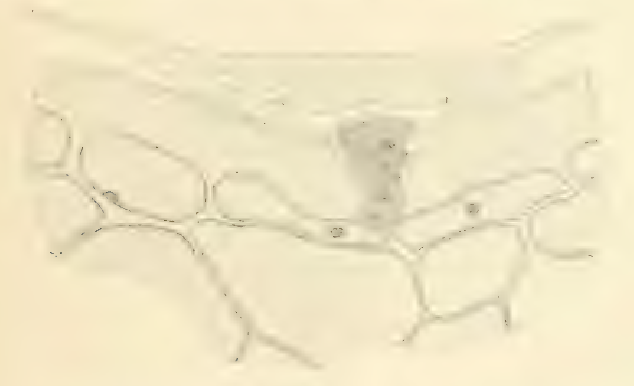
1) Ule in Ber. Deutsch. bot. Gesellsch. XVIII (1900), p. 123, 126.

2) Schimper, l. c., p. 75.

fehlen. Derartige Spezies werden in ihrer Lage wesentlich durch den Lichteinfall sowie (bei Lichtüberfülle, wie sie in den amerikanischen Quartieren aller extrem atmosphärischen Tillandsien herrscht) durch das gegenseitige Drängen der Exemplare beeinflußt werden.

V. Die Aufnahme des Wassers in den Körper der Pflanzen.

Mit der Aufsaugung des Wassers durch die Kapillaren, seiner Hinleitung zu den Pumphaaren und seiner Aufnahme in die Zellen der Trichomscheibe ist es noch nicht im Körper der Pflanze; es muß den Trichomen nun entzogen werden. Dies bewirken, nach dem übereinstimmenden Urteil aller, die sich mit der Frage ge-



Figur 23.
Tillandsia pulchella Hook. Querschnitt durch eine Schuppe mit Aufnahmezellen. Vergr. 410 : 1.

nauer beschäftigt haben [Schimper[1]), Haberlandt[2])], insbesondere nach den Plasmolysierversuchen Schimpers die plasmaführende Kuppelzelle, an welche sich die mit ebenso dichtem oder noch dichterem Plasmainhalt erfüllten Aufnahmezellen nach unten ansetzen. Dies ist von mir bei jedem geschnittenen Exemplar bestätigt worden. Zellkerne pflegen zwar an Herbarmaterial nicht mehr erkennbar zu sein, aber der dunkle, oft tief braune Inhalt der bezeichneten Zellen, welcher aufs stärkste mit dem farblosen Inhalt der übrigen Zellen kontrastiert, ist stets auffallend.

Daß diese Zellen lebendigen Inhalt haben, ist an jedem frischen Exemplar aus der Anwesenheit großer Zellkerne, die auch

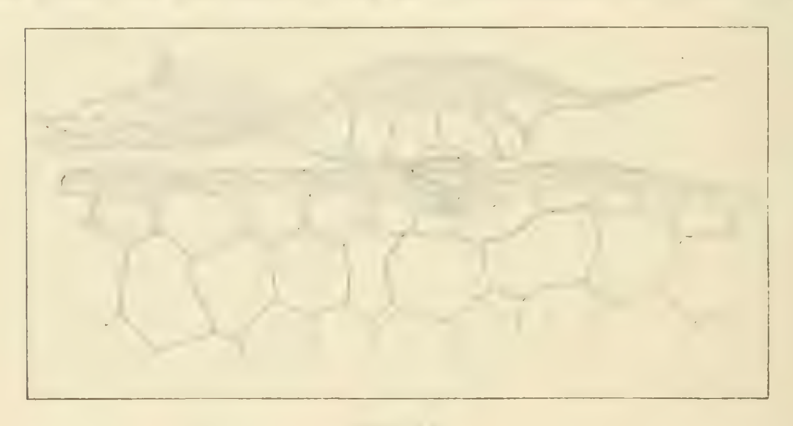
1) Schimper, l. c., p. 69.

2) Haberlandt, l. c., p. 209.

von Schimper und besonders Haberlandt abgebildet werden, mit Sicherheit zu ersehen. Unsere Fig. 23 zeigt in Vergrößerung 410 : 1 die Verteilung des lebenden Eiweiß in den Zellen unter dem Trichom von *Tillandsia pulchella* Hook. aus dem Garten zu Halle. Fixiert wurde das in sehr kleine Stücke geschnittene Material mit Pikrinsäure (konz. alkoh.), gefärbt mit Säurefuchsin.

A. Die osmotisch wirksame Substanz in den Aufnahmezellen.

Als osmotisch wirkende Verbindung wurde zunächst bei *Tillandsia meridionalis* Bak. (*T. pulchella* Hook. eignet sich wegen der Dicke der Zellwände wenig zur Untersuchung, gibt aber das



Figur 24.
Tillandsia meridionalis Bak. Querschnitt durch eine vollständige Schuppe. In Kuppel- und Aufnahmezellen sind Zuckersphärite. Vergr. 250 : 1.

gleiche Resultat), dann bei einer größeren Zahl von anderen in dieser Hinsicht geprüften Arten ein Fehlingsche Lösung energisch reduzierender Zucker gefunden.

Es ist empfehlenswert, die trockenen, aus dem Herbar kommenden Blätter nicht zu dünn zu schneiden; die Schnitte in Fehlingscher Lösung auf dem Objektträger zu erwärmen, bis Dampfbildung eintritt und dann in dunklem Feld zu betrachten. Die roten Kupferoxydulkörnchen sind dann unverkennbar.

Der Zucker kann in so reicher Menge in den osmotisch wirkenden Zellen vorhanden sein, daß er sich manchmal (zB. bei *Tillandsia meridionalis* Bak., Fig. 24) an trockenem Material in Sphäriten abgelagert vorfindet.

Die einzige chemische Analyse einer zu dem hier behandelten Formenkreis gehörigen Pflanze findet sich bei Peckolt[1]) und betrifft *Tillandsia usneoides* L. — Im frischen Zustand enthält diese Art 2% Zucker; werden aber aus den Ziffern jener Analyse Wasser (56.5%) und Asche (1,5%) als anorganische Bestandteile ausgeschaltet, so beträgt die Menge des Zuckers 20,75% der gesamten organischen Substanz.

Anderwärts, insbesondere im Mesophyll, war bei der Einwirkung der Fehlingschen Lösung an toten und lebenden Pflanzen nirgends Zucker zu finden, sodaß die Vermutung viel für sich hat, daß diese ganze Zuckermenge als osmotisch wirkender Körper nur in den Trichomzellen sich findet, welche die Überleitung des Wassers aus den Scheibenzellen ins Mesophyll zu bewirken haben. Die Bromeliaceen lagern ihre Kohlehydrate in Form von Stärke, welche leicht an jedem frischen, gut genährten Blatt nachweisbar ist. In Blättern, die aus dem Herbar genommen werden, pflegt Stärke zu fehlen. Dies erklärt sich aber aus der großen Lebenszähigkeit der Pflanzen: da das Wasser überaus festgehalten wird, kann die gewöhnliche Methode, die Pflanzen zwischen Fließpapier zu pressen, erst dann Erfolg haben, wenn die Exemplare nach Verbrauch aller Reservematerialien vor Hunger gestorben sind. Dann erst entlassen die Blätter ihr Wasser.

Höchst auffallend ist dabei das gegensätzliche Verhalten der Stärke im Mesophyll und des Zuckers in den lebenden Trichomzellen. Zucker fand sich hier bei jedem darauf untersuchten trockenen Exemplar von *Tillandsia*. Er wurde nicht als letzte Hungernahrung verbraucht.

Dies mag wohl seine Erklärung dahin finden, daß der Zucker der Kuppel- und Aufnahmezellen überhaupt nur als osmotisch wirkende Substanz, also gewissermaßen als Maschinenteil der Pumpen, in Betracht kommt, daß seine Anwesenheit in den lebenden Zellen des Trichoms gerade in höchster Dürrenot am nötigsten ist, um die erste kommende Benetzung ausnützen zu können.

B. Die Struktur der Membranen der Aufnahmezellen.

Noch beachtenswerter als der Inhalt der lebenden Trichomzellen (der Kuppel- und Aufnahmezellen) ist die Struktur ihrer Membranen. Über sie schreibt Schimper[2]):

1) G. et Th. Peckolt, Historia das plantas medicin. e uteis do Brázil I (1888), p. 194.
2) Schimper, l. c., p. 71.

„Während die das Haar umgebenden Zellen der Epidermis „und subepidermalen Schichten häufig sehr stark verdickt „und stets kutinreich sind, sind sämtliche Zellwände, die „das Wasser, um in die tieferen Gewebe zu gelangen, zu „passieren hat, ganz kutinfrei und in ihrer ganzen Aus- „dehnung entweder sehr dünn, oder die unterste Zellwand „des Haargebildes ist wohl etwas verdickt, aber sehr stark „getüpfelt, während die umgebenden Zellwände weit dicker „und weit weniger getüpfelt sind."

Hier irrt Schimper, wie Haberlandt[1]) bereits gezeigt hat: „Die wasserabsorbierenden Trichome sind, von wenigen „Ausnahmen abgesehen, auch an jenen Stellen, durch welche „das Wasser eintritt, mit einer in Schwefelsäure unlöslichen „Kutikula versehen. Ob die bedeutende Permeabilität „derselben für Wasser auf einem abweichenden chemischen „Verhalten beruht, oder auf besonderen Struktureigentüm- „lichkeiten — etwa dem Vorhandensein von äußerst feinen „Poren, welche sich der mikroskopischen Wahrnehmung „entziehen —, diese Frage läßt sich derzeit nicht beant- „worten."

Die Untersuchung dieses Punktes wurde wesentlich an *Tillandsia pulchella* Hook., von der lebendes Material zur Verfügung stand, ausgeführt.

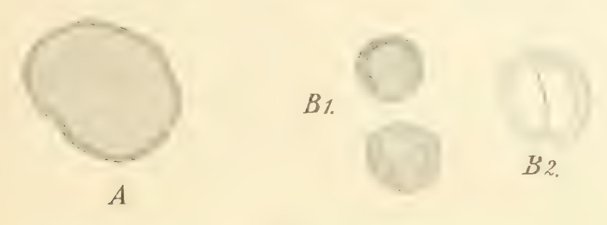
Mit Sudanglyzerin gefärbte Schnitte zeigen, daß alle Querwände des ganzen Trichoms (also die Wand von der Kuppelzelle zur ersten, von dieser zur zweiten Aufnahmezelle und von dieser zur Basalzelle der Schuppe) aufs deutlichste kutinisiert sind. Oben (p. 174) wurde bereits hervorgehoben, daß auch der Trichter, welcher die Aufnahmezellen umfaßt, kutikularisiert ist. So nehmen alle Membranen, welche dem Stiel des Trichoms angehören, die orangerote Sudanfärbung prächtig an.

Die gleiche Erscheinung wurde bei allen daraufhin geprüften *Tillandsia*-Arten gefunden; für *Tillandsia usneoides* L. ist sie oben in Fig. 8 dargestellt (hier ist nur eine Aufnahmezelle vorhanden). Auch bei *Vriesea* (untersucht wurde *Vr. splendens* Lem.) sind die Verhältnisse die gleichen.

Eine besondere Permeabilität der kutinisierten Membranen, wie sie zur Erklärung herangezogen werden könnte, braucht nicht gefordert zu werden, da Poren vorhanden sind.

1) Haberlandt, l. c., p. 209.

Die Untersuchung von Flächenschnitten hat folgendes ergeben: Die kutinisierte Trennungswand von Kuppel- und oberster Aufnahmezelle weist um das Zentrum herum einen Kranz von nicht kutinisierten, durch die gewöhnliche Membransubstanz (Zellulose + Pektin) gebildeten Durchlaßstellen auf (Fig. 25 *A*); in jeder weiter nach unten belegenen Scheidewand der Aufnahmezellen ist eine quer verlaufende sehr schmale Linie, welche gleichfalls nicht kutinisiert ist (Fig. 25 *B*). — Sowohl Poren wie Linien erscheinen bei Sudanfärbung hell auf gelbem Grund. Über ihre Anwesenheit und ihre Bildung aus nichtkutinisierter Membran kann kein Zweifel sein; bei Anwendung der oben (p. 172) beschriebenen Chlorzink-



Figur 25.
Tillandsia pulchella Hook. Querwände der Schuppen, von der Fläche gesehen. *A* Unterwand der Kuppelzelle; *B* Querwände der Aufnahmezellen. Vergr. 820 : 1. *A*, B_1 mit Sudanglyzerin, B_2 mit Chlorzinkjod gefärbt.

Jod-Behandlung der entpektinisierten Membranen erscheinen sie dunkel (violett) auf hellem Grund. Sie stellen die Kommunikation mit dem Mesophyll für die Plasmakörper wie auch (in entgegengesetzter Richtung) für das Wasser her.

Mit dieser Beobachtung ist die gesamte Funktion der Trichompumpen erklärt. Inbesondere beweist sie, daß der osmotisch relativ schwach wirkende Zucker genügt, um die osmotische Arbeit zu verrichten. Den Aufnahmezellen kann das Wasser durch die angrenzenden Mesophyllzellen leicht entnommen werden.

C. Die Ausnützbarkeit des Benetzungswassers.

Zum Schluß ist nur noch von Interesse, was aus dem Wasser wird, welches zur Imbibition der Trichommembranen und zur ersten Füllung der vorher luftleeren Scheibenzell-Lumina notwendig ist.

Es wäre hier sehr verlockend, irgend eine Druckwirkung der vom Trichom gebildeten Saugpumpe zu konstruieren, welche auch noch dies erste Füllwasser (das Wasser des ersten Hubes, wie es

oben genannt wurde) der Pflanze zugute kommen ließe. Aber dazu ist keine Möglichkeit vorhanden.

Eine so kräftige Saugwirkung der lebenden Zellen des Trichoms, welche nötig wäre dann, wenn kein Kapillarwasser mehr zur Verfügung steht, die Spannung des Trichomdeckels zu überwinden, das Wasser der Scheibenzellumina einzusaugen und die Trichomdeckel auf die Unterseite der Scheibenzellwände anzusaugen, eine derart bedeutende osmotische Kraft der Aufnahmezellen ist bei ihrem Zuckerinhalt nicht denkbar.

Das Füllwasser der vorher luftleeren Scheibenzellumina, also das Wasser des ersten Hubes und selbstverständlich ebenso das zur Quellung der Schuppenmembranen nötige Wasser ist nur Betriebswasser der Maschine; es geht der Pflanze verloren und wird auf der Außenseite der nicht kutinisierten Membranen des Trichoms verdunstet; diese Verdunstung schließt die Lumina der Scheibenzellen allmählich bis zum vollkommenen Verschwinden in lufttrockenem Zustand.

Deshalb kann nur die bei Benetzung in die Kapillarräume, welche von den Schuppen und der Epidermis der Pflanze gebildet werden, aufgenommene Wassermenge (oben als Kapillarwasser bezeichnet) von der Pflanze aufgenommen werden: die Summe des Kapillarwassers ist die (im Leben nicht völlig erreichbare) Maximalgrenze des bei jeder Benetzung der Pflanze zur Verfügung stehenden Wassers.

Werden die Ziffern des dritten Wägeversuchs (p. 189) kombiniert mit denen der Messungen (p. 186) verwendet, um für einen konkreten Fall die Größe der für *Tillandsia streptocarpa* Bak. bei einmaliger Benetzung zur Verfügung stehenden Wassermenge auszurechnen, so findet sich, daß das als Untersuchungsobjekt verwendete Exemplar Schwacke No. 10010 aufnimmt:

Wasser total	9590,86 mm³,
Davon verwertbares Kapillarwasser	7326,46 mm³,
Betriebswasser der Pumpentrichome	2264,40 mm³.

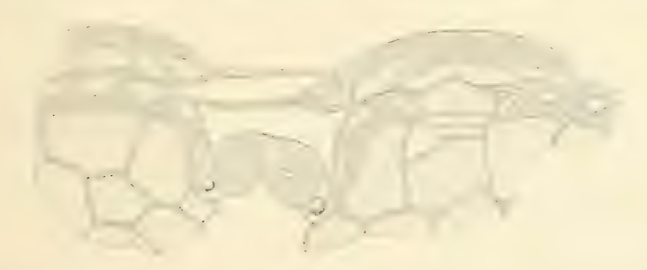
Die Menge des Betriebswassers bleibt aber während der ganzen, stundenlang anhaltenden Tauresorption konstant, vermehrt sich weder noch vermindert sich: wenn sie schon um weit mehr als das Doppelte kleiner ist als das bei der ersten Benetzung der Pflanze zur Verfügung stehende Kapillarwasser, so kommt sie praktisch gar nicht mehr in Betracht gegen die Wassermenge, welche während der

nächtlichen Taubenetzung allmählich in die Kapillaren aufgenommen und durch die osmotisch wirkenden Zellen dem Körper der Pflanze zugeführt wird.

VI. Die Abgabe des Wassers durch die Spaltöffnungen.

Für die Wiederausgabe des aufgenommenen Wassers kommen wesentlich die Spaltöffnungen in Betracht; eine Ableitung des Wassers in den Trichomwänden und Verdunstung bereits ins Mesophyll aufgenommenen Wassers durch die Trichomdeckel ist angesichts der Leitungsunfähigkeit der Membranen für Wasser nicht zu befürchten.

Ein sehr genauer Parallelismus zwischen dünnwandigen Epidermiszellen und im Niveau liegenden Spaltöffnungen einerseits, verdickter Epidermis und versenkten Schließzellen anderseits ist zu



Figur 26.
Tillandsia variegata Cham. et Schdl. Spaltöffnung im Schutz der Schuppenflügel. Vergr. 280 : 1.

beobachten und lehrt, daß die oben (p. 204) gemachten Angaben über die Unterschiede von Regen- und Taublättern der extrem atmosphärischen Tillandsien noch weiter ausgesponnen werden könnten. Wie sehr versenkte Stomata gerade unter dem Schuppenbelag der Bromeliaceen im Verdunstungsschutz liegen, zeigt die von *Tillandsia variegata* Ch. et Schdl. abgenommene Fig. 26. — Nicht nur für das Kapillarwasser, sondern ebenso auch für den aus den Spaltöffnungen entweichenden Wasserdampf kommt das dauernde Spiel von Abkühlung an den Trichommembranen infolge der Verdunstung, Übergehen in den flüssigen Aggregatzustand und Wiederaufnahme durch die Trichompumpen in Frage: auch von dem aus den Stomata kommenden Verdunstungswasser kann nur ein kleiner Teil entweichen, nämlich was aus der Ausmündung der

Flügelkapillaren diffundiert und was als Imbibitionswasser die Schuppenmembranen tränkt und von ihnen aus verdunstet. Daß dies nicht viel ist, zeigten die folgenden Wasserbilanzen.

VII. Wasserbilanzen von zwei lebend untersuchten Arten.

Die folgenden Versuche hatten den Zweck, eine Anwendung der dargestellten Resultate auf zwei konkrete Fälle, eine Regenform (*Tillandsia pulchella* Hook.) und eine Tauform (*T. recurvata* L.) zu geben.

Tillandsia pulchella Hook. (Regenform).

Die verwendete Pflanze stammt aus dem botanischen Garten zu Halle.

Nach Feststellung des Flächeninhalts ihrer gesamten ausgebildeten Blätter (unter Vernachlässigung der kleinen, noch embryonalen Blättchen der Mittelknospe, welche durch gelbliche Farbe ausgezeichnet waren) von 20922 mm² und des Gewichts von 0,708 mg pro mm² wurde die Pflanze am 10. Jan. 1904 in meinem Arbeitsraum trocken gelegt. In dem Raum ist ein Dauerbrandofen vorhanden: die durchschnittliche Temperatur betrug 19,3°. — Unter den gegebenen Bedingungen fand eine starke Austrocknung der Pflanze statt.

Dieselbe zeigte als Resultat ein allmähliches Einschrumpfen und schließliches Vertrocknen der äußeren Rosettenblätter, während die inneren frisch blieben. — In der Natur funktionieren also die äußeren Rosettenblätter vieler extrem atmosphärischer Tillandsien in ähnlicher Weise als Wasserspeicher für die inneren Blätter, wie dies speziell für Epiphyten von Schimper[1]) für *Peperomia* und *Codonanthe Devosiana* Lem. beschrieben wird.

Die Austrocknung wurde genau 4 Wochen = 336 Stunden vorgenommen; nach Verlauf dieser Zeit waren 14155 mm² der Blattfläche vertrocknet und abgestorben, 6767 mm² am Leben und größtenteils scheinbar voll saftig.

Die Wägung ergab aber, daß diese 6767 mm² nicht 4791,04 mg, sondern nur noch 4655,69 mg wogen. Es war also pro mm² auch an diesen noch vollsaftig erscheinenden Blättern 0,02 mg Gewichtsverlust entstanden.

---

1) Schimper, l. c., p. 37.

Der Verlust der vollkommen abgestorbenen, lufttrocken gewordenen 14 155 mm^2 betrug 8668,52 mg (Wägung: 941 mm^2 der frischen Blätter = 666,60 mg; 1863 mm^2 der trockenen Blätter = 178,83 mg); der Verlust der (6767 mm^2) angewelkten Fläche betrug 135,35 mg. — Die Pflanze hat also in 4 Wochen (28 Tagen) verloren 8803,87 mg.

Behufs Feststellung der Wasserabsorption durch die Schuppen wurde eines der noch voll lebenden Blätter (Flächeninhalt 540 mm^2) gewogen (= 371,93 mg), in der oben (p. 179) angegebenen Weise mit Paraffin verschlossen und drei Stunden in Wasser von 15° C. gelegt.

Danach ergab sich eine Gewichtsvermehrung von 62,14 mg.

Das erwähnte trockene (tote) Blatt von 1863 mm^2 Fläche hatte bei 10 Minuten Benetzung = 103,75 mg in den Schuppenbelag aufgenommen; nach dieser Wägung sind bei dem 540 mm^2 messenden lebendigen Blatt zur Füllung der Kapillarräume, zur Imbibition der Schuppenmembranen und als Wasser des ersten Hubes notwendig 30,07 mg.

Die Aufnahme ins Innere des Blattes auf osmotischem Wege (Leistung der Durchlaßzellen) betrug demnach innerhalb 3 Stunden = 32,07 mg.

Nach Ausmessung und Berechnung ungequollener und maximal imbibierter Schuppen von *Tillandsia pulchella* Hook. (Imbibitionswasser einer Schuppe = 0,000 082 mg; Wasser des ersten Hubes = 0,000 024 mg) und Zählung von 40 Schuppen pro mm^2 beträgt die Summe von Imbibitionswasser + Hubwasser pro mm^2 = 0,00424 mg; unter Vernachlässigung des äußerlich benetzenden Wassers beträgt das Kapillarwasser pro mm^2 = 0,051 mg.

Bei einer osmotischen Aufnahme von 32,07 mg pro 540 mm^2 in drei Stunden ins Innere des Blattes würde die ganze Pflanze (20 922 mm^2) binnen drei Stunden aufzunehmen befähigt sein 1243,53 mg.

Die ganze Pflanze hat in vier Wochen verloren 8801,42 mg, also pro Stunde 13,09 mg.

An diesem Verlust ist außer der Wasser-Abgabe natürlich auch der durch Atmung sich ergebende Gewichtsausfall beteiligt. Versuche, welche Herr Prof. Dr. Vorländer nach meinen Angaben freundlichst machte, und welche sich auf 4 Blätter von 2,17 g Gewicht bezogen (mehr konnte nicht geopfert werden, um die Pflanze nicht zu gefährden), haben bei 23-stündigem Überleiten von

im ganzen 10,2 Liter CO_2-freier Luft eine nur so geringe Produktion von Kohlensäure ergeben, daß das Gewicht derselben innerhalb der Fehlergrenzen des analytischen Versuchs lag. Der Atmungsverlust wurde dementsprechend vernachlässigt; immerhin ist er vorhanden und verkleinert die Ziffer der Wasserabgabe.

Nach den gefundenen Zahlen genügt die Aufnahme innerhalb drei Stunden, um ohne sichtbares Welken der Pflanze Wasser für 95 Stunden = 4 Tage zuzuführen.

Dies dürfte den natürlichen Verhältnissen wohl entsprechen.

Tillandsia recurvata L. (Tauform).

Das untersuchte Exemplar von *Tillandsia recurvata* L. wurde mir von Herrn Prof. Stahl aus Jena gütigst übersandt; es hatte vier verschieden große Blätter, deren Totaloberfläche zu 355,27 mm^2 bestimmt wurde.

Erhalten habe ich das Exemplar in frischem und vollsaftigem Zustand am 18. Dezember 1903; es wurde unter den gleichen Bedingungen wie die *Tillandsia pulchella* Hook. des vorigen Versuchs ohne Wasser gehalten.

Bemerkenswert war dabei, daß am 18. Februar 1904, also nach zwei Monaten, die Pflanze zwar in allen Teilen geschrumpft, aber noch lebendig war; ein Abtrocknen der unteren Blätter und eine Verwendung des Wassers derselben für die oberen hatte also innerhalb des angegebenen Zeitraums nicht merklich stattgefunden.

Da eine Wägung zu Beginn des Versuchs versäumt worden war, wurde das Gewicht der Pflanze in vollsaftigem Zustande in der Weise festgestellt, daß sie (nach Beendigung der übrigen Wägungen) fast sieben Stunden lang in Wasser von 15° C. gelegt wurde. Nach dieser Zeit sah sie ebenso gut und prall gefüllt aus, wie mir die Exemplare der Spezies in Warmhäusern bekannt sind, und wog 150,28 mg. — Wenn mit der Einsetzung dieser Ziffer als Anfangsgewicht ein Fehler gemacht wird, so kann er nur minimal sein.

In zwei Monaten (62 Tagen) hat die Pflanze eingebüßt 46,06 mg Wasser, also pro Tag = 0,743 mg — eine Bestätigung der oben gemachten Ausführungen über den minimalen Wasserverlust der extrem epiphytischen Bromeliaceen.

Die experimentelle Ermittlung der Wasseraufnahme wurde durch 205 Minuten lange Benetzung in Wasser von 15° C. und darauf folgende Wägung vorgenommen: am 19. Februar 1904 wog

die Pflanze vor der Benetzung 104,22 mg, nach derselben 146,59 mg. Die Bruttozunahme hatte in 205 Minuten = 42,37 mg betragen.

Um die Menge des in die Gewebe osmotisch aufgenommenen Wassers zu bestimmen, wurde ein trockenes und totes Blatt von 276,78 mm² Oberfläche 10 Minuten lang benetzt und dann gewogen; sein Gewicht stieg von 30,48 mg auf 58,06 mg. Daraus war zu berechnen die Wasseraufnahme in den Schuppenbelag = 27,58 mg oder pro mm² = 0,0996 mg.

Diese äußerliche Wasseraufnahme verteilt sich in folgender Weise:

Durch Ausmessung und Zählung der Schuppen (deren 52,71 auf 1 mm² der Oberfläche kommen) ergab sich die Größe des Imbibitionswassers pro mm² = 0,0562 mg, des Hubwassers pro mm² = 0,0087 mg. Durch Kombination dieser durch Messung gewonnenen Größen mit den Resultaten der Wägungen ergibt sich die Menge des Kapillarwassers pro mm² zu 0,0347 mg. Somit sind anzusetzen:

als Imbibitionswasser der Schuppenmembranen	15,5528 mg,
als Wasser des ersten Hubes	2,4130 mg,
als Kapillarwasser	9,6142 mg,
Sa.	27,5800 mg.

Nach dieser Rechnung nimmt die Fläche der lebenden Pflanze (355,27 mm²) 35,172 mg des Benetzungswassers in ihren Schuppenbelag auf; die Differenz von Bruttozunahme bei Benetzung und äußerlich festgehaltenem Wasser (42,37 -35,17 mg) ergibt die Aufnahme in die Gewebe: dieselbe betrug bei 205 Minuten langer Benetzung = 7,20 mg.

In zwei Monaten hatte die Pflanze 46,06 mg, also pro Stunde 0,031 mg verloren; somit reicht die in 205 Minuten aufgenommene Wassermenge von 7,20 mg, um die Pflanze 38 Stunden, also weit über den nächsten Taufall hinaus, vollsaftig zu erhalten.

Zum Schluß meiner Arbeit ist es mir ein besonderes Bedürfnis, Herrn Dr. Wallstabe, welcher die Wägungen ausführte, und meinem Schüler Herrn Dr. Anton K. Schindler, welcher alle Messungen und Rechnungen kontrollierte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Studien über photonastische und thermonastische Bewegungen.

Von

Walther Wiedersheim.

Mit 20 Textfiguren.

Einleitung.

Trotz der zahlreichen Beiträge, welche in den letzten Jahren auf diesem Gebiet pflanzenphysiologischer Forschung erschienen sind, sollen wiederum die Vorgänge der Rezeptionsbewegungen Gegenstand erneuter Untersuchung bilden. Dies findet seine Erklärung darin, daß immer noch Differenzen in der Deutung gewisser Erscheinungen bestehen. Diese Gegensätze sind kurz folgende:

Nach Pfeffer (II) kommen Variations- wie Nutationsbewegungen dadurch zustande, daß Temperatur- oder Helligkeitsschwankungen eine aus einem Hin- und Hergang bestehende Rezeptionsbewegung hervorrufen, die durch gleichsinnig und gleichzeitig, jedoch ungleich schnell in beiden antagonistischen Hälften erfolgende Änderung der Expansionskraft resp. der Wachstumsbeschleunigung erzeugt wird.

Demgegenüber spricht Jost (II) die Ansicht aus, daß nur die eine Phase der Bewegung sich als eine Reaktion auf die Änderung des — ungleichsinnig wirkenden — Licht- oder Temperaturreizes darstelle, während der Rückgang erst als Folge der ersten Bewegung aufzufassen sei, d. h. als eine rein aus inneren Ursachen auftretende Gegenreaktion betrachtet werden müsse.

Auch Schwendener (I) ist auf Grund seiner Beobachtungen nicht geneigt, die Pfeffersche Erklärung anzunehmen.

Demgegenüber sprechen die Resultate der Pantanellischen (I) Untersuchungen wieder für die Richtigkeit der Pfefferschen Ansicht[1]).

---

1) Daß Burgerstein (III) ebenso wie Farmer (I) die Bewegungserscheinungen bei Tulpen- und Crocusblüten zu den Variationsbewegungen rechnen, d. h. also Wachstumsvorgänge bei deren Zustandekommen bestreiten, ist mir nicht verständlich, da doch die mikroskopischen Messungen bei jedem Öffnungs- und Schließungsvorgang eine bleibende

Um in diesen widersprechenden Punkten entweder in diesem oder in jenem Sinne eine Entscheidung herbeizuführen, nahm ich im Sommer 1902 und Winter 1902/1903 auf Veranlassung von Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer, dem ich auch an dieser Stelle für die stete Anteilnahme an meinen Arbeiten und für die gütige Überlassung der reichen Hilfsmittel des Leipziger Instituts meinen wärmsten Dank aussprechen möchte, die im folgenden wiedergegebenen Untersuchungen vor.

Abschnitt I.

Nutationsbewegungen.

Zum Studium der mit Wachstum verbundenen Bewegungen, wie solche bekanntermaßen von einer Reihe von Laub- und Blütenblättern auf Licht- oder Temperaturreize ausgeführt werden, lassen sich verschiedene Pflanzen verwenden.

Am geeignetsten erschienen zur Untersuchung der durch Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Rezeptionsbewegungen Exemplare von *Impatiens parviflora*, *Impatiens glanduligera* und *Chenopodium album*, während unter den auf Temperaturdifferenzen reagierenden Blüten solche von *Tulipa* Duc van Toll und *Crocus luteus* in erster Linie Verwendung fanden.

A. Photonastische Bewegungen.

1. Einfache Rezeptionsbewegungen.

Ich beginne in der Darstellung der Experimente mit *Impatiens parviflora*.

Alle zu den Versuchen benutzten Pflanzen befanden sich in Töpfen und wurden zuerst auf ihre Reaktionsfähigkeit hin geprüft, und nur die jugendlichen, in vollem Wachstum befindlichen Blätter fanden für die Messungen Verwendung. Diese wurden in der von Pfeffer beschriebenen Weise, vermittels eines Horizontalmikroskops, ausgeführt.

Als Okular verwendete ich Meßtrommelokulare mit verstellbarer Mikrometerplatte. Der Mikrometerwert betrug 0,014 mm, und das Gesichtsfeld hatte einen Durchmesser von etwas über

---

Verlängerung der in Betracht kommenden Blattgewebe mit Sicherheit erkennen lassen. Dieses Messungsverfahren scheinen aber weder Burgerstein noch Farmer angewendet zu haben.

3 mm. Allerdings betrug die Entfernung der Tuschmarken nie mehr als 1,5, höchstens 2 mm, da bei den zustandekommenden Krümmungen eine Verwechslung von Sehne und Bogen berücksichtigt werden mußte.

Als Meßmarken dienten kleine Tuschpunkte von angeriebener chinesischer Tusche, die auf möglichst entsprechenden Stellen auf der Ober- und Unterseite des Blattstieles in der Zone größter Bewegungsfähigkeit angebracht waren.

Charakteristische Vorsprünge und Kanten dieser Tuschpunkte wurden durch Zeichnung festgehalten und dienten zur genauen Orientierung auf der Meßskala. Der Fehler bei der Ablesung betrug in den hier wiedergegebenen Tabellen nicht mehr als $^1/_2$ Teilstrich.

Die in Töpfen befindlichen Pflanzen standen in einem hellen, nach Süden gelegenen Gewächshaus und wurden zur Verdunklung in das Dunkelzimmer gebracht, woselbst sie noch mit einem Pappzylinder bedeckt wurden.

Für die Ablesungen im Dunkelzimmer genügte nach einiger Übung eine ganz kurze Zeit bei schwacher Lampenbeleuchtung.

Zur Erklärung der folgenden Tabellen bemerke ich, daß ein rechts von der betreffenden Zeitangabe stehender ○ bedeutet, daß die Pflanze sich im Licht befindet, während • sagen will, daß die Pflanze bis zur nächsten Zeitangabe verdunkelt ist (also Tabelle I, Versuch *a*: 11^{15}○—2^{15}• = hell, 2^{15}•—3^{15}○ = dunkel, 3^{15}○—5^{15}○ = hell).

Tabelle I.

Messungen an den Blättern von *Impatiens parviflora*.
Versuch *a*, vom 10. VI. 02. Temp. 18—22° C.

Zeit	11^{15}○	2^{15}•	3^{15}○	5^{15}○	
Oberseite	169	169	177	177,5	Entfernung der Tuschmarken
Unterseite	168	168,5	167	174	

Versuch *b*, vom 10. VI. 02. In Stundenprozenten.

Zeit	10^{30}○		12^{30}•		2○		5○
Oberseite		0,16		3,01		0,01	
Unterseite		0,09		0,41		1,3	

Die unter Tabelle I verzeichneten Versuche bedürfen nichts zu ihrer Erklärung; sie stimmen in ihren Resultaten mit den Pfefferschen vollkommen überein und zeigen uns als Folge der Ver-

dunklung eine Beschleunigung des Wachstums der Oberseite, der später eine Beschleunigung des Wachstums der Unterseite folgt; durch diese wird das Blatt wieder in die Anfangsstellung gehoben, nachdem es sich während der Verdunklung um 60° (75°) gesenkt hat.

Wir wenden uns nun zur Tabelle II, in welcher die Resultate verzeichnet sind, die die Messungen an in ihren Bewegungen gehemmten *Impatiens*-Blättern ergaben, nachdem die Pflanzen verdunkelt waren.

Über die Art der Hemmung bedarf es aber zuvor noch einiger Worte. Die ersten Versuche, die Blätter in der Lichtlage zu fixieren, waren folgende: Nachdem die Tuschmarken auf Ober- und Unterseite des Blattstieles aufgetragen waren, wurden Blatt und Blattstiel zwischen zwei dünne Glasplatten gefaßt, die, ohne einen Druck auf die Gewebe auszuüben, eine Ausbiegung des Blattstieles verhüten sollten.

Der Versuch mißlang, denn abgesehen davon, daß beim Ablesen der Meßmarken durch die Glasplatten Fehler unvermeidlich waren, verschoben sich die Tuschmarken der Oberseite ausnahmslos, wenn sich der Blattstiel beim Versuch, die durch Verdunklung induzierte Krümmung zu realisieren, an die Glasplatte anpreßte.

Ein anderer Versuch, die Glasplatten durch eine Reihe feiner Glasstäbchen zu ersetzen und in deren Zwischenräumen die Tuschmarken anzubringen, versagte ebenfalls, denn abgesehen von der schwierigen Versuchstechnik war auch hier ein Ablesen sehr erschwert, wenn nicht geradezu unmöglich.

So versuchte ich schließlich durch Gewichtszug das Blatt in der gewünschten Lage zu fixieren und zwar auf folgende Weise: Aus dünnem Papier schnitt ich gleich große Vierecke von 3—4 qcm Größe und nähte dieselben mit dünnem Nähfaden auf Ober- und Unterseite des Blattes auf. Die Enden des Fadens wurden nun über eine kleine Rolle oder einen Glasstab geleitet und durch den Zug passender Gewichte konnten Blatt und Blattstiel in der erforderlichen Lage gehalten werden, nachdem das Stämmchen der Pflanze vorher in geeigneter Weise an einer Stütze befestigt worden war.

Belastungen von 10—30 g bewährten sich am besten. Weniger als 10 g zu nehmen hatte den Nachteil, daß die Krümmungen des Blattstieles bei Verdunklung nicht ganz aufgehoben wurden. Über 30 g zu wählen führte, namentlich bei jungen Blättern, leicht zu Zerreißung des Blattgewebes.

Tabelle II.

Messungen an den Blättern von *Impatiens parviflora.*

Versuch *a*, am 17. VI. 02. Temp. zw. 20 u. 23° C.

Junges Blatt durch Gewichtszug von 10 g in Tagstellung (= 83°) fixiert.

Zeit	12^{10} ○	2^{15} ●	3^{50} ○	5^{30} ○	
Oberseite	132	132	137	137,5	Entfernung der
Unterseite	135	135,5	138,5	139,5	Meßmarken

Versuch *b*, am 17. VI. 02.

Junges Blatt durch Gewichtszug von 20 g in Tagstellung (= 87°) fixiert.

Zeit	12^{20} ○	2^{25} ●	4^{-} ○	5^{40} ○	
Oberseite	144,5	145	149	150	Entfernung der
Unterseite	143	143,5	147	147,5	Meßmarken

Versuch *c*, am 17. VI. 02.

Junges Blatt durch Gewichtszug von 30 g in Tagstellung (= 81°) fixiert.

Zeit	12^{30} ○	2^{35} ●	4^{10} ○	5^{50} ○	
Oberseite	151	151,5	157	157	Entfernung der
Unterseite	149	150	155	155,5	Meßmarken

Nach den auf Tabelle II wiedergegebenen Resultaten schien es in der Tat der Fall zu sein, als ob eine 1 – 1½ stündige Verdunklung eine gleichsinnige, gleichzeitige Wachstumsbeschleunigung auf Ober- und Unterseite bei in ihrer Abwärtsbewegung gehemmten *Impatiens*-Blättern zur Folge habe, ein Vorgang, der bei freibeweglichen Blättern durch das zeitlich voraneilende Wachstum der Oberseite verdeckt wird.

Nun ist allerdings durch die Zugwirkung eine neue Größe eingeführt, und ehe wir die oben ausgesprochene Vermutung auf ihre Richtigkeit prüfen können, bedarf es einer genaueren Untersuchung, ob das Wachstum verbunden mit den periodischen und paratonischen Bewegungen bei den unter Einfluß der Zugwirkung stehenden Blättern in derselben Weise verläuft, wie bei den freibeweglichen.

Die Versuche, deren Ergebnisse auf Tabelle III und IV aufgezeichnet sind, erstrecken sich über den Zeitraum von 4—8 Tagen.

Eine absolute Übereinstimmung der Zahlenwerte für die unter Zug stehenden und die freibeweglichen Blätter ist nicht vorhanden, ebensowenig sind aber durchgreifende Unterschiede zu erkennen; mit anderen Worten, die angewandte Belastung hat auf den Gang des Wachstums keinen Einfluß.

Was das Zustandekommen der paratonischen Bewegungen betrifft, so geschieht dies in der gleichen Weise, einerlei ob die Blätter 3 oder 5 Tage unter Zug gehalten waren, oder ob der Vorgang ein oder mehrere Male wiederholt worden war.

Tabelle III.

Messungen an Blättern von *Impatiens parviflora*.

Vom 19. VI.—27. VI. 02. Die Zahlen drücken den Zuwachs in Stundenprozenten aus, die Ablesungen erfolgten alle 24 Stunden Mittags zwischen 11 und 12 Uhr.

Versuch *a*. Junges Blatt unter Gewichtszug (10 g) fixiert.

Zeit	20 ○	21 ○	22 ○	23 ○	24 ○	25 ○	26 ○	27 ○
Std. %	0,09	0,15	0,18	0,27	0,27	0,30	0,07	0,04

Versuch a_1. Freibewegliches Blatt.

Zeit	20 ○	21 ○	22 ○	23 ○	24 ○	25 ○	26 ○	27 ○
Std. %	0,11	0,17	0,16	0,23	0,26	0,27	0,11	0,04

Versuch *b*. Junges Blatt unter Gewichtszug (20 g) fixiert.

Zeit	20 ○	21 ○	22 ●	23 ○	24 ○	25 ○
Std. %	0,08	0,14	0,29	0,52	0,22	0,20

Versuch b_1. Freibewegliches Blatt.

Zeit	20 ○	21 ○	22 ●	23 ○	24 ○	25 ○
Std. %	0,07	0,11	0,26	0,49	0,26	0,23

Versuch *c*. Junges Blatt unter Gewichtszug (30 g) fixiert.

Zeit	21 ○	22 ●	23 ●	24 ●	25 ●	26 ●
Std. %	0,14	0,19	0,44	0,31	0,25	0,18

Versuch c^1. Freibewegliches Blatt.

Zeit	21 ○	22 ●	23 ●	24 ●	25 ●	26 ●
Std. %	0,15	0,20	0,50	0,28	0,32	0,23

Tabelle IV.

Messungen an Blättern von *Impatiens parviflora*.

Versuch *a*, vom 20.—24. VI. 02.

Junges Blatt durch Gewichtszug (20 g) in Tagstellung (= 83°) fixiert.

Zeit	20. VI.	23. VI.			24. VI.
	10^{30} ○	10^{25} ●	11^{40} ●	3^{45} ●	11^{05} ○
Oberseite	131,5	149,5	154	157,5	163
Unterseite	134	153	156,5	159,5	167

Versuch a_1, vom 20.—24. VI. 02. Freibewegliches Blatt.

Zeit	20. VI.	23. VI.			24. VI.
	10^{35} ○	10^{30} ●	11^{40} ●	3^{50} ●	11^{12} ○
Oberseite	136	157	166,5	166	170,5
Unterseite	138	158,5	158	166	171,5

Versuch *b*, vom 23.—29. VI. 02.

Junges Blatt durch Gewichtszug (20 g) in Tagstellung (= 91°) fixiert.

Zeit	23. VI.	28. VI.			29. VI.
	11^{45} ○	11^{50} ●	1^{00} ●	4^{10} ●	11^{30} ○
Oberseite	104	135,5	140	142	150,5
Unterseite	106,5	138	141,5	143	151

Versuch b_1, vom 23.—29. VI. 02. Freibewegliches Blatt.

Zeit	23. VI.	28. VI.			29. VI.
	12^{00} ○	12^{05} ●	1^{15} ●	4^{20} ●	11^{45} ○
Oberseite	100,5	124,5	130	130,5	136
Unterseite	98	123	122	127	133

Versuch *c*, vom 22.—30. VI. 02.

Junges Blatt durch Gewichtszug (20 g) in Tagstellung (= 85°) fixiert.

Zeit	22. VI.	25. VI.		29. VI.		30. VI.
	10^{50} ○	11^{10} ●	4^{10} ○	12^{20} ●	2^{00} ○	10^{21} ○
Oberseite	111,5	140	146,5	172	175,5	177
Unterseite	108	136,5	141,5	170	173	175

Versuch c_1, vom 22.—30. VI. 02. Freibewegliches Blatt.

Zeit	22. VI.	25. VI.		29. VI.		30. VI.
	10^{41} ○	11^{08} ●	4^{00} ○	12^{07} ●	1^{50} ○	10^{15} ○
Oberseite	115	136,5	145	181,5	188	193
Unterseite	117,5	138	142	179	178,5	190,5

Wir kommen nun wieder auf die Frage zurück, ob bei den in ihren Bewegungen gehemmten Blättern tatsächlich durch die Verdunklung eine auf beiden Seiten gleichzeitig erfolgende und gleichsinnig gerichtete Wachstumsbeschleunigung hervorgerufen wird, ein Resultat, das aus der Betrachtung der Tabelle II hervorzugehen scheint.

Um aber eine definitive Entscheidung treffen zu können, waren eine Reihe weiterer Versuche erforderlich, von denen ich einige unter Tabelle V wiedergebe. Zur Verwendung kamen auch hier Topfpflanzen von *Impatiens parviflora*, deren Blätter z. T. frei beweglich, z. T. in der früher beschriebenen Weise durch Gewichtszug in der Lichtstellung fixiert waren. Ferner waren die zu beobachtenden Blätter in der Längsrichtung von feinen Glaskapillaren durchzogen, um die Bewegungszone, durch deren Einkrümmung die Senkung der Blätter bei Verdunklung zustande kommt, nach Möglichkeit auf den Blattstiel zu beschränken und somit Fehler bei der Ablesung am Gradbogen zu vermeiden. Die Gradbogen waren so orientiert, daß die Verbindungslinie von 0° (oben) nach 180° (unten) mit dem Lot zusammenfiel.

Haben wir es nun bei den in Lichtlage fixierten Blättern wirklich mit einer durch Verdunklung hervorgerufenen, gleichseitig, gleichsinnig und gleichschnell auftretenden Wachstumsbeschleunigung zu tun, so muß auch nach Entfernung der Sperrung bei ½- oder 1- oder 1½stündiger Verdunklung die Stellung der Blätter dieselbe bleiben.

Tabelle V.

Messungen an Blättern von *Impatiens parviflora*.

Versuch *a*, vom 1. VII. 02. Durch Gewichtszug (20 g) in Lichtstellung fixiert. V bedeutet: Gewichtszug entfernt.

Zeit	2^{10} ●	2^{40} ●	$2^{40'}$ 17″ ○	19″ ○	23″ ○	30″ ○	42″ ○	$2^{11'}$ 02″ ○	25 ○	$2^{42'}$ 05″ ○	$2^{43'}$ 20″ ○
Oberseite	118	121	V								123,5
Unterseite	119	120									118,5
Stellung am Gradbogen	84°	84°	121°	122°	123°	124°	125°	126°	127°	127,5°	127°

Versuch *b*, vom 1. VII. 02. Durch Gewichtszug (20 g) in Lichtstellung fixiert.

Zeit	1^{50} ●	2^{50} ●	$2^{51'10''}$ ●	11'' ●	14'' ●	20'' ●	30'' ●	48'' ●	$2^{52'12''}$ ●	52'' ●	$2^{54'7''}$ ●	$2^{56'37''}$ ●	$3^{01'47''}$ ●	$3^{08'57''}$ ●	$3^{14'07''}$ ●	$3^{22'5''}$ ●	$3^{38'2''}$ ●
Oberseite	121	125	V								129						129,5
Unterseite	120,5	124									120						119,5
Stellg. am Gradbogen	82°	82°	124°	125°	126°	127°	128°	129°	130°	131°	132°	133°	134°	135°	136°	140°	141°

Versuch *c*, vom 2. VII. 02. Durch Gewichtszug (20 g) in Lichtstellung fixiert.

Zeit	12^{40} ●	2^{20} ●	$2^{20'41''}$ ○	42'' ○	45'' ○	48'' ○	50'' ○	$2^{21'38''}$ ○	$2^{22'04''}$ ○	$2^{23'17''}$ ○	$2^{25'46''}$ ○	$2^{29'11''}$ ○	$2^{35'14''}$ ○	$2^{41'7''}$ ○	$2^{50'37''}$ ○
Oberseite	134	138	V												142
Unterseite	136	139,5													136
Stellg. am Gradbogen	86°	86°	139°	140°	141°	142°	143°	144°	145°	146°	147°	148°	149°	150°	151°

Versuch *d*, vom 2. VII. 02. Durch Gewichtszug (20 g) in Lichtstellung fixiert.

Zeit	11^{05} ●	12^{07} ●	1^{00} ●	2^{57} ○	$2^{59'03''}$ ○	10'' ○	26'' ○	44'' ○	$3^{00'19''}$ ○	$3^{3'48''}$ ○	$3^{8'16''}$ ○	$3^{20'17''}$ ○	$3^{27'5''}$ ○	$4^{4'}$— ○
Oberseite	126	129,5	131	133	V					134				
Unterseite	125	129	130	131,5						132				
Stellg. am Gradbogen	88°	88°	88°	88°	103°	104°	105°	106°	105°	106°	105°	104°	103°	103°

Kontrollmessungen an freibeweglichen Blättern.

Versuch *a*, v. 1. VII. 02.

Zeit	2^{15} ●	2^{45} ○
Oberseite . . .	115	119
Unterseite . .	114	114
Stellung am Gradbogen .	83_0	130°

Versuch *b*, vom 1. VII. 02.

Zeit	1^{45} ●	2^{48} ●	3^{40} ●
Oberseite . . .	119	125,5	127
Unterseite . .	117,5	116,5	117
Stellung am Gradbogen .	86°	145°	152°

Versuch *c*, v. 2. VII. 02.

Zeit	12^{20} ●	2^{00} ○
Oberseite . . .	130	137,5
Unterseite . .	132	131,5
Stellung am Gradbogen .	84°	153°

Versuch *d*, vom 2. VII. 02.

Zeit	11^{30} ●	12^{28} ●	1^{33} ○	3^{25} ○
Oberseite . . .	125	130,5	133,5	133
Unterseite . .	126,5	126	126,5	131
Stellung am Gradbogen .	85°	139°	162°	118°

Sämtliche Versuche zeigen übereinstimmend, daß bei Entfernung der Gewichtssperrung bei den 1—2 Stunden verdunkelten Pflanzen eine momentane Senkung der Blätter erfolgt, die nach einiger Zeit, anfangs rasch, später langsamer fortschreitend, schließlich zu der durch die Verdunklung angestrebten Stellung führt.

Bei einer länger als zwei Stunden dauernden Verdunklung wird die Tendenz einer Abwärtsbewegung wieder verringert, und entfernen wir die Hemmung eines Blattes, welches vier Stunden dunkel gehalten war, so ist die Schnellbewegung nach abwärts wohl noch vorhanden, aber es sind nunmehr nur noch 10—15°, um die das Blatt sich senkt (vergl. Versuch *d*).

Auf Grund der aus der vorigen Tabelle hervorgehenden Tatsachen wurden nun nochmals die Versuche, deren Resultate unter der Tabelle II wiedergegeben sind, wiederholt. Die Ablesungen fanden jedoch in kürzeren Zeiträumen statt.

Tabelle VI.

Versuch *a*. Junges Blatt durch Gewichtszug von 20 g in Tagstellung fixiert.

Zeit	9^{10} ○	11^{20} ●	11^{40} ●	12^{05} ●	12^{30} ●	12^{55} ●	1^{20} ●	1^{45} ●	2^{00} ●	2^{35} ●	3^{00} ●	3^{25} ●
Oberseite . . .	121	121,5	122	123	125,5	125,5	125	125,5	127	127,5	127,5	127
Unterseite . .	122,5	123	123	124	126	126,5	126	126,5	127	128	129	129

Versuch a_1. Freibewegliches Blatt.

Zeit	9^{15} ○	11^{15} ●	11^{45} ●	12^{10} ●	12^{35} ●	1^{00} ●	1^{25} ●	1^{50} ●	2^{15} ●	2^{40} ●	3^{05} ●	3^{30} ●
Oberseite . . .	124	124,5	127	130	133	133,5	133,5	133,5	133	133,5	133	133,5
Unterseite . .	122,5	123,5	123	122,5	122,5	123	123	125	127,5	129	130,5	130

Versuch *b*. Junges Blatt durch Gewichtszug von 20 g in Tagstellung fixiert.

Zeit	9^{20} ○	$12^{—}$ ●	12^{30} ●	$1^{—}$ ●	1^{30} ●	$2^{—}$ ●	2^{30} ●	$3^{—}$ ●	3^{30} ●	$4^{—}$ ●	4^{30} ●
Oberseite . . .	118	119	122,5	123,5	124	124,5	124,5	125	126	126	126
Unterseite . .	116	117	119	119,5	120,5	121,5	121,5	121	123	124	125

Versuch b_1. Freibewegliches Blatt.

Zeit	9^{10} ○	11^{50} ●	12^{20} ●	12^{50} ●	1^{20} ●	1^{50} ●	2^{20} ●	2^{50} ●	3^{20} ●	3^{50} ●	4^{20} ●
Oberseite . . .	117,5	118	121	124	127,5	127,5	127	127,5	127	127	127,5
Unterseite . .	119	120	120	119	119	120	120,5	122	125	128	128,5

Zu Tabelle VI, Versuch *a*.

Die Blätter der zur Beobachtung gewählten Pflanze befanden sich in voller Lichtstellung, als dieselbe um 11^{15} in das Dunkelzimmer gebracht wurde.

Das Zustandekommen der Markendistanzen bei dem in Tagstellung festgehaltenen Blatt (Versuch *a*) erkläre ich mir folgendermaßen:

Die Verdunklung veranlaßt den Gesamtquerschnitt des Blattstieles zu beschleunigtem Wachstum, das zunächst von der Oberseite ausgeführt wird. Eine Senkung des Blattes als naturgemäße Folge der einseitigen Verlängerung ist aber unmöglich gemacht, und so zieht die im beschleunigten Wachstum befindliche Oberseite die Unterseite unter Überwindung eines gewissen Widerstandes in die Länge. Wir haben also auf der Oberseite eine aktive Streckung, auf der Unterseite eine passiv erreichte Verlängerung, eine elastische Dehnung.

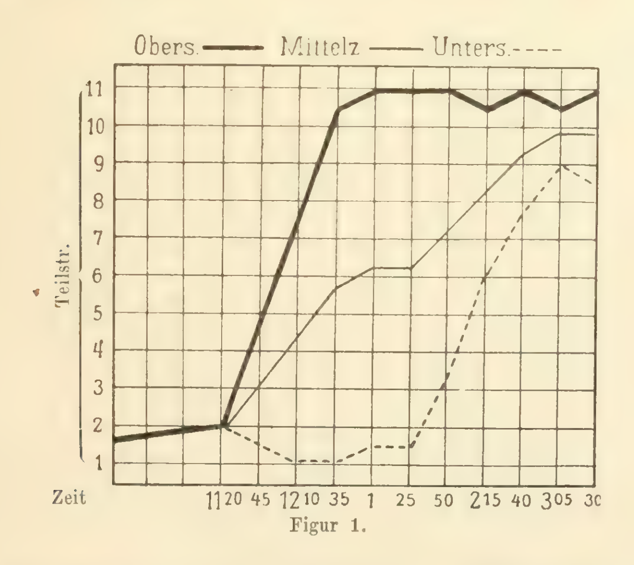
Schließlich aber vermag die Wachstumsenergie der Oberseite den Widerstand, den die Gewebe der Unterseite weiterer Dehnung entgegensetzen, nicht mehr zu überwinden, der Vorgang des be-

schleunigten Wachstums ist vorerst zum Stillstand gekommen (Tabelle VI, Versuch *a*, Zeit $12^{30} - 1^{20}$). Dann beginnt aber das ebenfalls durch die Verdunklung beschleunigte Wachstum der Unterseite einzusetzen, und die Spannung vermindernd gestattet es auch der Oberseite, den angestrebten Zuwachs zu beenden.

Dasselbe gilt für Versuch *b*, und ebenso für die drei Versuche unter Tabelle II.

Die Vermutung, die Fitting (II) in seinen Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken p. 616 in den Worten ausspricht: „Ich glaube nämlich, daß die von mir für die Ranken nachgewiesene Doppelkurve des beschleunigten Wachstums der Mittelzone sich auch wird für die Rezeptionsbewegungen nachweisen lassen", findet für die photonastischen Rezeptionsbewegungen der Blätter von *Impatiens parviflora* und, wie wir später sehen werden, auch für die thermonastischen Öffnungs- und Schließungsbewegungen der Blütenblätter von *Tulipa* und *Crocus* ihre volle Bestätigung.

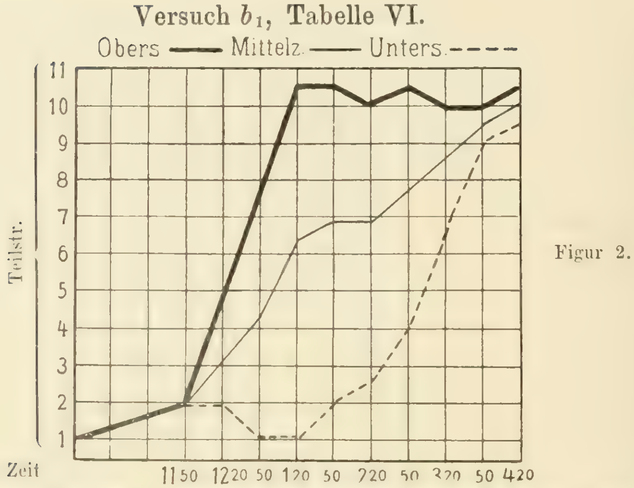
Man vergleiche die unten wiedergegebenen Kurven mit denen in der Fittingschen Arbeit. Die Übereinstimmung beider ist vollkommen.



Figur 1.

Die Zahlenwerte sind von Versuch a_1, Tabelle VI genommen, und nach diesen ist die Kurve des Mittelzuwachses berechnet.

Versuch b_1, Tabelle VI.



Figur 2.

Ähnliche Kurven lassen sich in der gleichen Weise auch aus den Zahlenwerten der Versuche *a* und *b*, Tabelle VI, also aus den Beobachtungen an gehemmten Blättern konstruieren.

Auch hierbei tritt die Zweiphasigkeit der Wachstumsbeschleunigung der Mittelzone, wenn auch nicht so klar wie bei den beiden oben wiedergegebenen Bildern, deutlich hervor.

Versuch *a*, Tabelle VI.

Obers. Mittelz. Unters.

Figur 3.

Versuch *b*, Tabelle VI.

Obers. Mittelz. Unters.

Figur 4.

Fassen wir die bis jetzt gewonnenen Ergebnisse zusammen, so können wir sagen:

Die photonastischen, durch Lichtwechsel veranlaßten Bewegungen der Blätter von *Impatiens parviflora* erfolgen durch eine transitorische Wachstumsbeschleunigung, deren erste Phase sich in den Geweben der Oberseite, deren zweite Phase aber in den Geweben der Unterseite sich abspielt. Beide Male aber erfährt auch die Mittelzone eine dem Hin- und Hergang entsprechende Wachstumsbeschleunigung.

Die photonastischen Rezeptionsbewegungen suchen die *Impatiens*-Blätter auch dann zu realisieren, wenn sie durch Gewichtszug in einer bestimmten Lage fixiert, an der Ausführung der Bewegung gehindert sind. Der Zuwachs auf Ober- und Unterseite erfolgt, wenn auch etwas langsamer, in der gleichen Weise wie bei den frei beweglichen Blättern.

Die Angabe Pfeffers (II, p. 171), daß die tatsächlich zustande kommende Verkürzung, resp. Hemmung des Wachstums in der antagonistischen Hälfte, nach welcher hin die paratonische Bewegung gerichtet ist, eine Folge der mit der Einkrümmung verbundenen Kompression sei, läßt sich mit den oben wiedergegebenen Resultaten ohne Schwierigkeit vereinigen.

Daß eine Wachstumshemmung aber als direkte Reaktion auf die Verdunkelung ausgeschlossen ist, glaube ich daraus schließen zu dürfen, daß bei den durch Gewichtszug horizontal gehaltenen Blättern eine Kompression der Unterseite überhaupt nicht zustande kommt, und weil das Wachstum auf der Unterseite erst $1^1/_2-2^1/_2$ Stunden nach erfolgter Verdunkelung einsetzt, d. h. immer erst dann, wenn das Wachstum der Oberseite zum größeren Teil schon vollendet ist.

Ich möchte also mit Pfeffer die auf eine photonastische Reizung erfolgende Bewegung bezeichnen als eine gleichsinnig gerichtete, aber ungleichzeitig einsetzende und in ihren beiden Phasen ungleich schnell verlaufende Bewegung.

Ob die zweite Phase als eine Rückregulation aus inneren Ursachen, oder als eine Reizerscheinung infolge der Verdunklung aufzufassen ist, darüber soll an anderer Stelle die Rede sein.

2. Tägliche periodische Bewegungen.

Ich kann mich hierüber kurz fassen, denn da bekanntermaßen das Zustandekommen dieser Bewegungen durch das Zusammen-

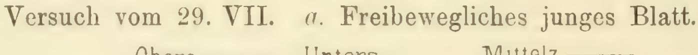
wirken einer Reihe verschiedener Komponenten bedingt ist, war das Studium dieser Vorgänge nicht in derselben Weise zur Lösung der vorliegenden Fragen geeignet. Immerhin ergaben sich auch hier übereinstimmende Resultate, die mit den Ergebnissen, wie wir sie aus den Untersuchungen über die einfachen Perzeptionsvorgänge kennen lernten, sich gut vereinigen lassen.

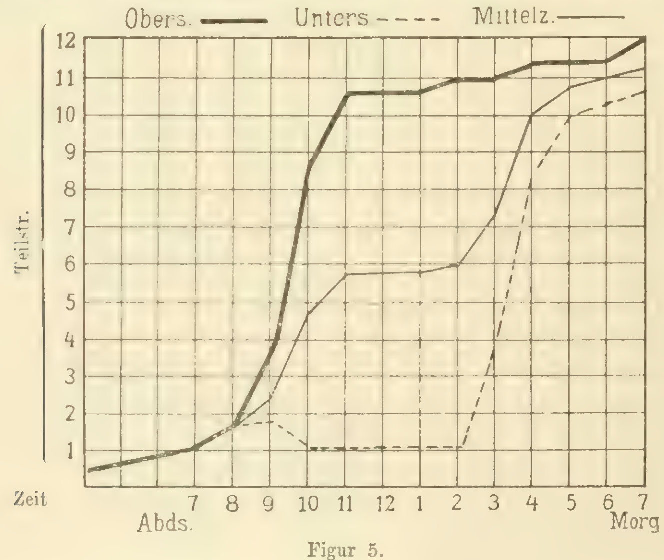
Die Schlafbewegungen bei freibeweglichen, wie bei gehemmten Blättern begannen mit Eintritt der Dunkelheit und die Wachstumsbeschleunigung der Oberseite war meist zwei Stunden darnach beendet. 3—4 Stunden später setzte dann die Wachstumsbeschleunigung auf der Unterseite ein und in den Morgenstunden zwischen 4 und 5 Uhr war die rückläufige Bewegung beendet, die Blätter hatten wieder Tagstellung angenommen.

Die Versuchsanordnung war genau dieselbe, wie sie bei den früher beschriebenen Untersuchungen angegeben ist.

An Stelle von Zahlen-Tabellen lasse ich einige Kurven-Zeichnungen folgen.

Versuch vom 29. VII. *a.* Freibewegliches junges Blatt.





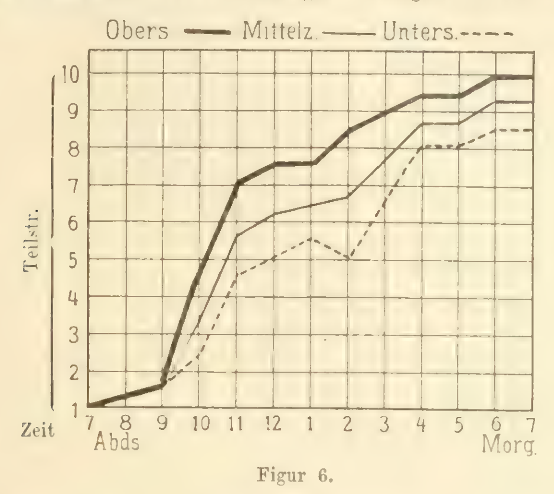
Figur 5.

Die Pflanze hatte ich in meiner Wohnung an einem Südfenster seit dem 26. VII. aufgestellt und hatte ihre Reaktionfähigkeit erprobt.

Die Messungen, nach welchen nebenstehende Kurven gewonnen sind, begannen 7 Uhr Abends und wurden die Nacht hindurch alle

Stunden fortgesetzt. Die Temperatur hatte ich seit dem 27. VII. nach Möglichkeit Tags wie Nachts auf derselben Höhe zu halten gesucht.

a_1. Junges Blatt durch Gewichtszug von 20 g in der Lichtlage fixiert.



Figur 6.

Daß auch bei den Schlafbewegungen die Mittelzone eine transitorische Beschleunigung erfährt, geht aus beiden Zeichnungen unzweifelhaft hervor.

Daß die Oberseite bei a_1 zwischen 9 und 11 Uhr (Abends) eine Verlängerung von $5^1/_2$, die Unterseite aber nur eine solche von 3 Teilstrichen erfuhr, ist als Ausnahme zu betrachten, wohl infolge gewisser Blattbewegungen. Bei einer großen Reihe anderer Messungen an in der Lichtlage fixierten *Impatiens*-Blättern, die allerdings nicht während der ganzen Nacht, sondern nur in den Abendstunden zwischen 9 und 1 Uhr angestellt worden waren, hatte die Zunahme der Oberseite höchstens 3,5—4,5 Teilstriche betragen, und annähernd um dieselben Werte war auch die Unterseite verlängert worden.

Es erfolgte dann ein Wachstumsstillstand von 2—3 Stunden, und erst mit dem Einsetzen des aktiven Wachstums der Unterseite konnte nun auch die Oberseite die angestrebte und mechanisch zurückgehaltene Verlängerung ausführen.

Was nun meine Versuche mit *Impatiens glanduligera* betrifft, so sind die Ergebnisse im wesentlichen dieselben wie die an *Impatiens parviflora* gewonnenen.

Das trägere Reaktionsvermögen und die geringeren Bewegungsamplituden bei *Impatiens glanduligera* ermunterten aber nicht zur Fortsetzung der Versuche.

Das gleiche gilt von den im August an *Chenopodium album* ausgeführten Experimenten, die sich aber nur auf das Studium der Blattbewegungen am Gradbogen beschränkten; Messungen mit dem Horizontal-Mikroskop wurden keine ausgeführt. Von den angewandten Hemmungen wurden Gewichte, die in der früher beschriebenen Weise die zur Beobachtung gewählten Blätter durch ihre Zugwirkung in der Tagstellung fixierten, mit Vorteil verwendet, doch ließen sich, da Ablesungen nicht gemacht wurden, kleine Glasplaten gebrauchen, zwischen welchen die jungen Blätter in der Lichtlage gehalten wurden. Wurden die Sperrungen entfernt, wenn die Blätter der Vergleichspflanzen infolge der Verdunkelung die höchste Stellung erreicht hatten, so trat stes momentan eine Schnellbewegung nach oben ein, die ungefähr ein Drittel der ganzen Bewegungsamplitude betrug; die übrigen zwei Drittel legte das Blatt meist in kurzer Zeit, in 1—2 Minuten, zurück.

B. Thermonastische Bewegungen.

1. Versuche mit *Tulipa*.

Die ersten Experimente unternahm ich im Anfang Mai 1902, ohne jedoch brauchbare Resultate zu erhalten, erst im Januar und Februar 1903 gelang es mir, durch Änderung der Versuchstechnik, dieselben Ergebnisse zu erzielen, wie ich sie im Sommer vorher durch die Untersuchungen mit *Impatiens parviflora* erhalten hatte.

Unter den verschiedenen Tulpen-Spezies: *Tulipa* Duc van Toll, *Tulipa Gesneriana* und *Tulipa silvestris* eignete sich die erstgenannte am besten zu den Versuchen, und die im folgenden wiedergegebenen Tabellen beziehen sich stets auf Beobachtungen, die an dieser Spezies angestellt wurden.

Die Pflanzen wurden, nachdem ihre Blüten genügend entwickelt waren, in einem nach Norden gelegenen Kellerraum bei 4—6° C. dunkel aufgestellt, um dann in das Wärmezimmer in 26° C. oder in das Dunkelzimmer, dessen Temperatur unschwer während 6—8 Stunden auf 20—21° C. zu halten war, gebracht zu werden.

Wie schon Pfeffer (II) und Jost (II) konstatiert hatten, kommen Bewegungen von isoliert stehenden Perigonblättern eben so

gut zustande, wie wenn die Blüte im Besitz sämtlicher äußerer wie innerer Perigonblätter Öffnungs- oder Schließungsbewegungen ausführt.

Meistens wurden auch die einzelnen Blüten von der Pflanze abgetrennt und mit ihren Stielen in kleinen Gläschen durch Kork oder Watte derart befestigt, daß eine rasche Orientierung vor dem Horizontalmikroskop ausgeführt werden konnte, wodurch fehlerfreie Messungen umso besser gewährleistet wurden.

Das angewandte Linsensystem ergab einen Mikrometerwert von 0,0121 mm = 1 Teilstrich, und die Länge der gemessenen Strecke betrug im Mittel etwa 1,5 mm.

Die Meßmarken bestanden auch hier aus angeriebener chinesischer Tusche, die an korrespondierenden Punkten der Wachstumszone auf der Außen- wie Innenseite der Perigonblätter angebracht wurden.

Um auch hier sicher zu sein, daß eine Zugwirkung von 30 bis 50 g, die zunächst zur Fixierung der Perigonblätter in bestimmter Lage angewandt wurde, auf den Verlauf des Wachstums keinen Einfluß habe, wurden zwei möglichst gleich alte Duc van Toll-Blüten, die sich noch nicht geöffnet hatten, bei 26° C. in das Wärmezimmer gebracht und verdunkelt.

Jede Blüte bestand nur aus einem inneren und einem äußeren Perigonblatt. Je eines war davon durch Gewichtszug in Schließstellung fixiert, in einem Fall durch 35 g, im andern Fall durch 50 g Belastung. Die an allen vier Blättern wiederholt vorgenommenen Ablesungen ließen Veränderungen im Stundenprozent-Zuwachs bei freibeweglichen und gehemmten Blütenblättern nicht erkennen, ein Resultat, wie es auch schon nach den Untersuchungen an *Impatiens* zu erwarten war.

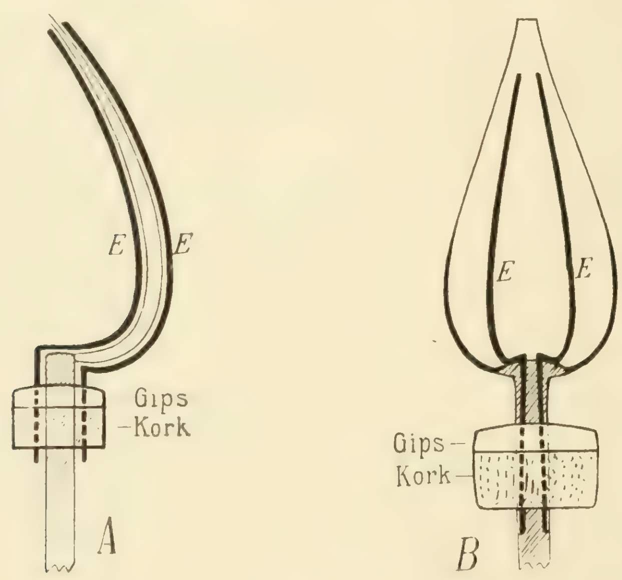
Es lag also nahe, diese Methode der Blatthemmung weiterhin zu verwenden, aber in der Folge ließen es verschiedene bei dieser Technik erwachsende Schwierigkeiten — leichtes Einreißen der Tulpenblätter beim Aufnähen der Zugfäden, ferner die hohen Belastungen, um die natürlichen Krümmungen der Tulpenblätter aufzuheben u. a. m. — geraten erscheinen, eine andere Methode der Hemmung anzuwenden.

Nach verschiedenen vergeblichen Versuchen, etwas passendes zu finden, gelang es mir vermittels biegsamer, dünner und dennoch genügend widerstandsfähiger Eisendrähte den Tulpenblättern eine ihrer natürlichen Form entsprechende Führung zu geben, zwischen

welcher das Wachstum ohne Hemmung vor sich gehen konnte, und wobei ein Ablesen der Meßmarken auf Innen- und Außenseite ohne Mühe möglich war.

Auch gestattete dieses Verfahren in gleicher Weise die Blütenblätter in Schließ- wie in Öffnungsstellung zu fixieren.

Zum besseren Verständnis verweise ich auf die folgenden zwei Zeichnungen: Fig. 7 *A* stellt dar ein in Schließstellung fixiertes, äußeres Perigonblatt, und zwar in Seitenansicht; *B* dasselbe in Innenansicht, die beiden inneren Drahtbogen zeigend. $E =$ Eisendrähte.



Figur 7.

Tabelle VII.

Zwei Duc van Toll-Blüten wurden aus 5,5° C. in das Dunkelzimmer in 21,5° C. gebracht. Jede derselben hatte ein freibewegliches und ein in Schließstellung gehemmtes äußeres Perigonblatt. Die Ablesungen erfolgten alle 15 Minuten.

Versuch *a*. Tulpe I. Freibewegliches Blatt.

Innenseite . .	110	111	113,5	115	118	119	118,5	118,5	118,5	119	120
Außenseite . .	111,5	112	112	111,5	111,5	113,5	115	119,5	119	119	119,5
Zeit	2^{10}	2^{25}	2^{40}	2^{55}	3^{10}	3^{25}	3^{40}	3^{55}	4^{10}	4^{25}	6^{40}

Versuch a_1. Tulpe I. In Schließstellung gehemmtes Blatt.

Innenseite . .	119	119,5	120,5	122	123	123	123,5	125	126	126	127,5
Außenseite . .	117	117	118	119	119,5	119,5	120	122	123	123	124
Zeit	2^{15}	2^{30}	2^{45}	3—	3^{15}	3^{30}	3^{45}	4—	4^{15}	4^{45}	6^{30}

Versuch *b*. Tulpe II. Freibewegliches Blatt. Zuwachs in Std.-%.

Innenseite . .	3,3	7,6	5,0	9,7	3,1	—0,1	0,0	0,0	+ 0,5	+ 0;3	0,3
Außenseite . .	0,0	—0,1	0,0	—0,1	0,0	4,6	7,8	6,2	6,1	0,4	0,2
Zeit	4^{35} bis 4^{50}	4^{50} bis 5^{05}	5^{05} bis 5^{20}	5^{20} bis 5^{35}	5^{35} bis 5^{50}	5^{50} bis 6^{05}	6^{05} bis 6^{20}	6^{20} bis 6^{35}	6^{35} bis 6^{50}	6^{50} bis 7^{05}	7^{05} bis 8^{00}

Versuch b_1. Tulpe II. In Schließstellung gehemmtes Blatt.

Innenseite . .	2,1	5,4	6,7	3,1	1,2	—0,15	0,00	1,65	3,4	1,2	0,41
Außenseite . .	1,8	4,3	5,0	0,8	0,90	0,00	0,00	2,3	4,1	2,1	0,34
Zeit	4^{40} bis 4^{55}	4^{55} bis 5^{10}	5^{10} bis 5^{25}	5^{25} bis 5^{40}	5^{40} bis 5^{55}	5^{55} bis 6^{10}	6^{10} bis 6^{25}	6^{25} bis 6^{40}	6^{40} bis 6^{55}	6^{55} bis 7^{10}	7^{10} bis 8^{20}

Was diese Tabellen uns zeigen, ist im wesentlichen dasselbe, was wir aus den Beobachtungen an *Impatiens parviflora* lernten.

Auch bei *Tulipa* erfährt bei einer Reizung die Mittelzone eine doppelte Beschleunigung ihres Wachstums. Ein Wachstumsstillstand zwischen den beiden Phasen läßt sich aber nicht erkennen, wohl aber eine deutliche Verlangsamung des Wachstums.

Die aus den Zahlen der Tabelle VIII konstruierten Kurven werden die obigen Angaben bestätigen.

Tabelle VIII.

Eine Duc van Toll-Blüte wurde aus 7,5° C. Abends in das Wärmezimmer (26° C.) gebracht. Die Perigonblätter waren bis auf zwei äußere entfernt, eines derselben war freibeweglich, das andere war in Schließstellung festgehalten.

Versuch *a*. Freibewegliches Blatt.

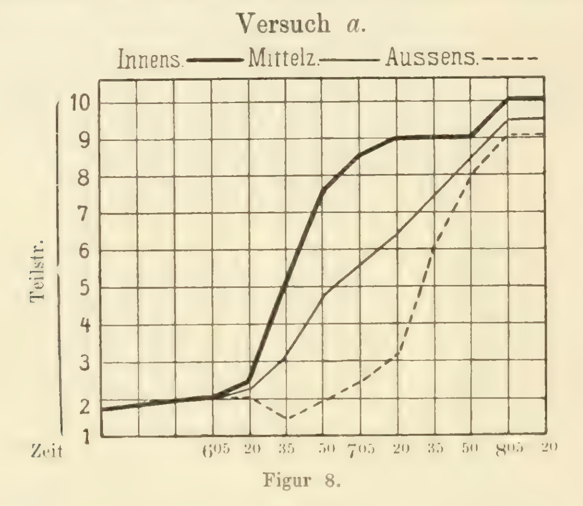
Innenseite . . .	103	103,5	106	108,5	109,5	110	110	110	111	111
Außenseite . .	98	98	97,5	98	98,5	99,5	102	104	105	105
Zeit	6^{05}	6^{20}	6^{35}	6^{50}	7^{05}	7^{20}	7^{35}	7^{50}	8^{05}	8^{20}

Versuch a_1. Gesperrtes Blatt.

Innenseite . . .	108	108	109	109	111	111,5	112,5	113	113	114	114	114
Außenseite . .	110	110	110,5	110,5	112	112	112	112,5	114	114,5	114,5	114,5
Zeit	6^{10}	6^{25}	6^{40}	6^{55}	7^{10}	7^{25}	7^{40}	7^{55}	8^{10}	8^{25}	8^{40}	8^{55}

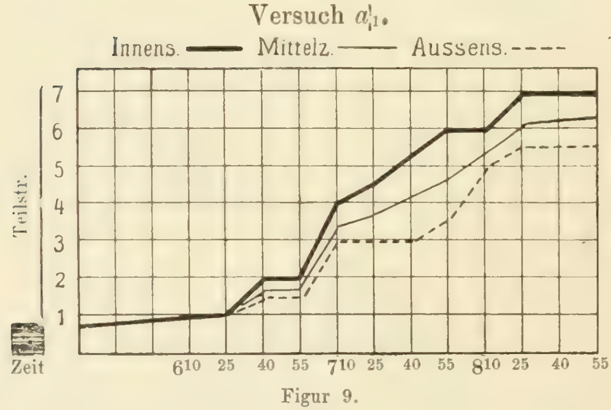
Die Zahlenwerte von Versuch a und a_1 ergeben folgende Kurven:

Versuch a.



Figur 8.

Versuch a_1.



Figur 9.

Eine Erscheinung, die uns schon beim Betrachten der Kurven von *Impatiens* auffiel, die aber nicht weiter erwähnt wurde, zeigt sich auch bei den hier wiedergegebenen Zeichnungen. Wir finden nämlich, daß bei den freibeweglichen Blättern die Rezeptionsbewegungen rascher und meist mit einer größeren Amplitude ausgeführt werden, daß die Tätigkeit ohne Realisierung der Krümmung aber eine langsamere und geringere ist.

Daß auch bei *Tulipa*, bei den in Schließstellung festgehaltenen Blättern nur die eine Seite während der ersten Phase der Beschleunigung tatsächlich im Wachstum begriffen ist und die Verlängerung der antagonistischen Seite nur auf einer Dehnung beruht, zeigen die Versuche, bei welchen in verschiedenen Stadien der Bewegungen — wie sie die freibeweglichen Blätter zeigten — die Hemmungen plötzlich entfernt wurden.

Um die Bewegungen am Gradbogen zu messen, wurde nach dem Vorgange von Jost (II, p. 348) ein Winkelmesser so hinter den Blütenblättern aufgestellt, daß die Spitzen der geschlossenen Perigonblätter, auf die übrigens noch eine feine Glaskapillare als Zeiger aufgeklebt war, auf 0° standen.

Tabelle IX.

Zwei Duc van Toll-Blüten kamen Mittags aus 6,5° in das Dunkelzimmer in 20,2°. Bis auf zwei äußere Perigonblätter waren alle Blütenblätter entfernt. Ein Perigonblatt war freibeweglich, das andere in Schließstellung fixiert

Tulpe I.

Versuch *a*. Freibewegliches Perigonblatt.

Stellung am Gradbogen .	0	38	76	107	109	114	114	113	113	106	97	69	65	58	56	56
Zeit	3^{15}	30	45	4	15	30	45	5	15	30	45	6	15	30	45	7

Versuch a_1. Gehemmtes Perigonblatt. V = Sperrung entfernt.

Stellung am Gradbogen .	0	41	59	65	68	72	74	80	89	95	103	103	91	82	76	68
Zeit	3^{15} bis 5^{02}	V	5^{3}	4	5	6	7	10	15	30	45	6	15	30	45	7

Tulpe II.

Versuch *b*. Freibewegliches Perigonblatt.

Stellung am Gradbogen .	0	21	44	67	84	91	95	95	94	85	76	60	59	58	57	57
Zeit	2^{10}	25	40	55	3^{10}	25	40	55	4^{10}	25	40	55	5^{10}	25	40	55

Versuch b_1. Gehemmtes Blatt. V = Sperrung entfernt.

Stellung am Gradbogen .	0	22	49	51	63	63	64	64	65	63	62	60	59	58	58	59	58
Zeit	2^{10} bis 5^{25}	V	5^{26}	27	28	29	30	31	35	40	45	6	15	30	45	7	15

Entsprechend den Schnellbewegungen, wie sie die gehemmten Blätter nach Entfernung der Drahtspangen ausführen, geht auch die Distanz der Meßmarken auf der Außenseite momentan auf den Anfangswert zurück, während die Zahl der Teilstriche auf der Innenseite gleichzeitig um etwa $^2/_3$ zunimmt.

Wenn man nun ein Blatt in der Grenzstellung festhält, d. h. also dann, wenn die Außenseite mit ihrer Wachstumsbeschleunigung einsetzt und somit den Rückgang der Bewegung veranlaßt, so wiederholt sich der Vorgang in derselben Weise wie bei Hemmung der Bewegung der I. Phase; es kommt also auch hier zu einem anscheinend gleichzeitigen Wachstum von Außenseite und Innenseite. Entfernt man aber die Hemmung, nachdem bei den freibeweglichen Vergleichsblättern die Rückregulation am Ende angekommen ist, so geht das Blatt nach einer anfänglichen Schnellbewegung von etwa $^1/_3$—$^1/_2$ des ganzen Wertes der II. Phase rasch in die entsprechende Schlußstellung über. Hierbei erfährt die Außenseite eine momentane Verlängerung, wie die Zunahme der Meßmarkenentfernung deutlich erkennen läßt, während die Marken auf der nun entspannten Innenseite wieder den Anfangswert nach Abschluß der I. Phase einnehmen.

Auf weitere Versuche mit *Tulipa* werde ich an anderer Stelle zu sprechen kommen.

2. Versuche mit *Crocus luteus*.

Von den verschiedenen *Crocus*-Arten eigneten sich Exemplare von *Crocus luteus* am besten zu den Untersuchungen der Blütenbewegungen. Die Öffnungsbewegung, welche die Perigonblätter von *Crocus* bei einer auch geringen Temperatursteigerung ausführen, haben analog den Vorgängen bei *Tulipa* bei gleichbleibender höherer Temperatur eine Schließbewegung als Rückregulation zur Folge. Auch hier handelte es sich darum, diese Bewegungsvorgänge, d. h. die dieselben veranlassenden Wachstumsbeschleunigungen, auf Innen- und Außenseite an Blättern zu studieren, die in einer bestimmten Stellung fixiert waren. Die bei *Tulipa* an-

gewandte Hemmungsmethode der doppelseitigen Drahtspangen versagte aber hier, da die Perigonblätter zu schmal waren, und da die Wachstumszone so nahe der Blattbasis gelegen ist, daß ein exaktes Anlegen der Drahtspangen nicht möglich war. Ich verwandte deshalb wieder Gewichtshemmungen und befestigte die Zugfäden an zwei schmalen Korkblättchen, zwischen welche die Spitzen der Perigonblätter eingeklemmt und festgeklebt waren.

Auch hier konnten verstümmelte Blüten mit nur einem oder zwei Perigonblättern ohne Nachteil zu den Versuchen verwendet werden. Die Experimente wurden in denselben Räumlichkeiten angestellt, in welchen auch die Versuche mit *Tulipa* vorgenommen worden waren.

Zunächst wurden vier *Crocus*-Blüten drei Tage lang im Wärmezimmer bei 26,5° C. aufgestellt. Bei jeder Blüte war ein Perigonblatt frei und eins durch Gewichtszug von verschiedener Stärke entweder in Schließstellung oder Öffnungsstellung fixiert gehalten. Der tägliche Zuwachs war bei allen acht Blättern annähernd gleich, wie die vergleichenden Messungen auf Außen- und Innenseite der Blätter zeigten. Auch im Wachstum bei niederer Temperatur (11,5°) zeigten sich bei den freibeweglichen wie bei den unter Zug stehenden Blütenblättern keine wesentlichen Unterschiede[1]).

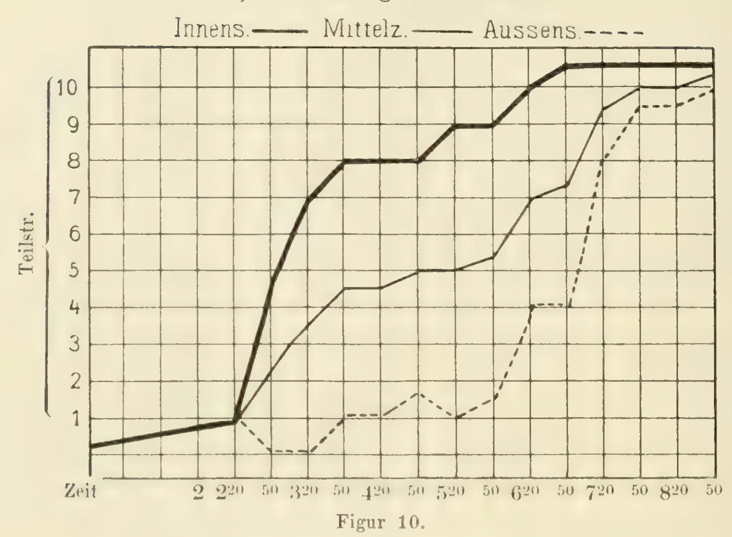
Nachdem dies festgestellt war, wurde mit den speziellen Versuchen begonnen, als deren Resultate ich einige Kurvenbilder folgen lasse.

I.

Eine *Crocus*-Blüte war bis zum 7. II. 2²⁰ bei 8° C. gehalten worden, kam dann in das Dunkelzimmer mit 21,3° C. Ein Perigonblatt war freibeweglich, das andere war durch 40 g Belastung in Schließstellung festgehalten. Die Ablesungen erfolgten alle halben Stunden.

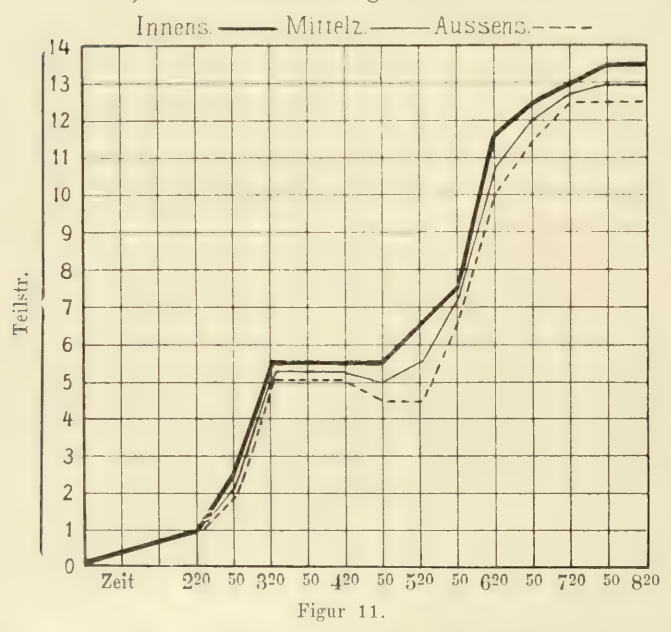
1) Ob bei früher beginnender Belastung der Perigonblätter von *Tulipa* und *Crocus* zunächst eine Verlangsamung der Zuwachsbewegung eintritt, wie sie Hegler (I) als typische Reizerscheinung bei den unter Zugwirkung wachsenden Organen gefunden hat, oder ob eine solche erst erfolgt, wenn auf die betreffenden Objekte eine wesentlich stärkere Dehnung ausgeübt wird, als sie durch einen Gewichtszug von 30—50 g erfahren, dies sind Fragen, deren Entscheidung durch entsprechende Versuche herbeizuführen ich leider versäumte.

a) Freibewegliches Blatt.



Figur 10.

b) In Schließstellung fixiertes Blatt.



Figur 11.

Nicht alle Messungen ergaben so anschauliche Kurven, bei welchen die Doppelbeschleunigung des Mittelwachstums mit dieser Deutlichkeit zu erkennen ist.

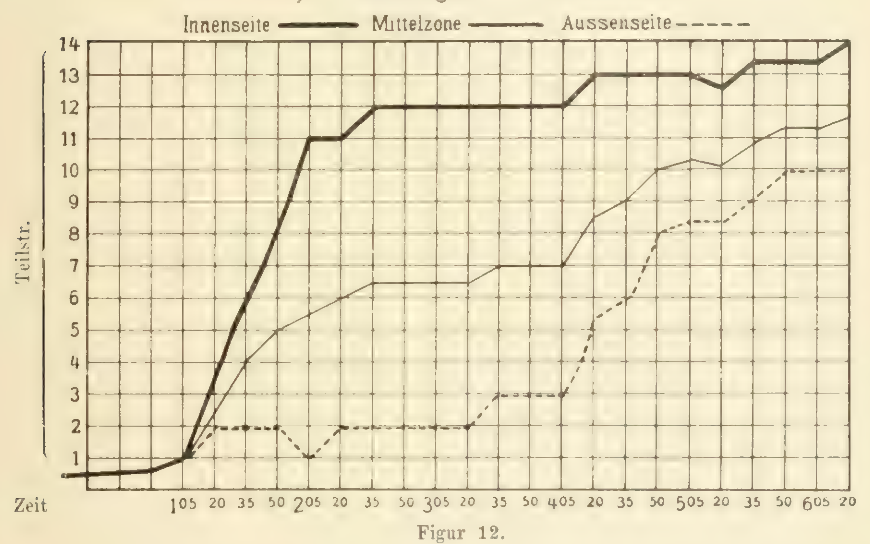
Immerhin traten wesentliche Abweichungen von dem oben wiedergegebenen Verlauf der Kurven nicht auf.

Es mögen nun zum Schluß zwei Tabellen wiedergegeben werden, bei welchen die Beobachtungen alle 15 Min. erfolgten.

II.

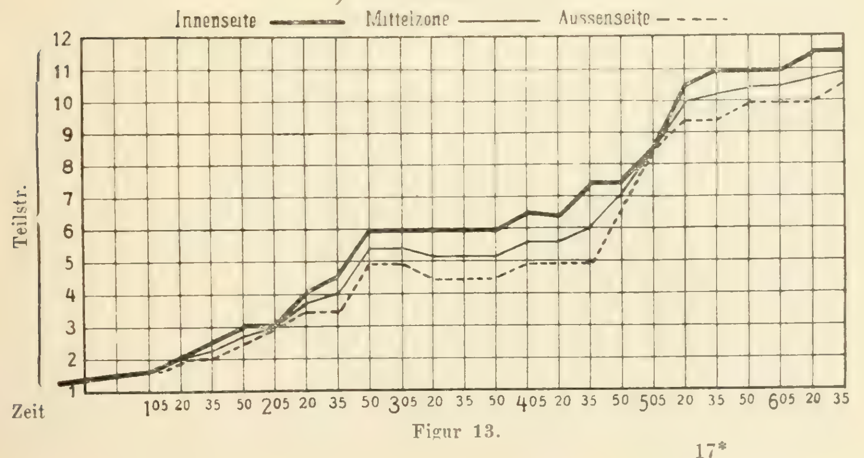
Eine *Crocus*-Blüte war bis zum 8. II. Mittags 1 Uhr bei 9,3° C. dunkel gehalten worden, und kam dann im Dunkelzimmer in eine Temperatur von 20,8° C.

a) Freibewegliches Blatt.



Figur 12.

b) Gehemmtes Blatt.



Figur 13.

C. Klinostatenversuche.

Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegung der Blätter hat seinerzeit Fischer (I) eine Reihe interessanter Beobachtungen gemacht. Seine Untersuchungen beschränken sich aber nur auf diejenigen Pflanzen, deren Blätter Variationsbewegungen ausführen. Die Resultate zusammenfassend spricht sich Fischer dahin aus, daß bei Bohnen und Lupinen innere, erst allmählich zu beseitigende nyktitropische Eigenschaften anzunehmen sind, deren Fortbestehen aber nicht bloß von einem periodischen Beleuchtungswechsel, sondern von einer dauernden einseitigen Wirkung der Schwerkraft auf die Gelenke abhängt.

Im Gegensatz zu Bohne und Lupine, die er als geonyktitrope Pflanzen zu bezeichnen vorschlägt, wären *Trifolium pratense*, *Portulacca sativa* und *Cassia marylandica* autonyktitrope Pflanzen zu nennen.

Den Gedanken, Klinostaten- und Umkehrversuche auch mit Pflanzen auszuführen, deren Schlafbewegungen der Blätter nicht durch die Tätigkeit von Gelenkpolstern zustande kommen, hat außer Fischer auch Pfeffer (II, p. 144) bereits angeregt.

Soweit nun meine Versuche hierüber entscheiden lassen, hätten wir auch *Impatiens parviflora* und *Impatiens glanduligera* zu den autonyktitropen Pflanzen zu zählen.

Bei der Anordnung der Experimente waren die *Impatiens*pflanzen so orientiert, daß sie mit ihren Längsachsen teils rechtwinklig, teils in der Verlängerung zu der Klinostatenachse am Apparat angebracht waren. Die Klinostatenachse selber war parallel zum Fenster gestellt.

Die Versuchsdauer belief sich auf 3—10 Tage. Das Resultat war in allen Fällen das gleiche, d. h. die paratonischen (wie auch die periodischen) Bewegungen stellten sich in demselben Sinne ein, wie bei den aufrecht stehenden Pflanzen, wenn auch die Bewegungsamplitude der Blätter eine wesentlich geringere war.

Dasselbe gilt übrigens auch von den Versuchen, die mit *Tulipa* und *Crocus* angestellt wurden, wobei die auf den Klinostaten gebrachten Pflanzen mit ihren Perigonblättern auf Temperaturreize gleichsinnig reagierten, wie die der einseitigen Schwerkraftwirkung ausgesetzten Vergleichsobjekte.

Umkehrversuche, welche mit *Impatiens parviflora* ausgeführt wurden, erbrachten keine bemerkenswerten Resultate. In allen

Fällen krümmten sich nämlich die Blätter in wenigen Stunden nach oben und legten sich fest an den Stengel an. Eine solche Pflanze bot dann, aufwärts stehend gedacht, den Anblick völliger Schlafstellung dar, wobei aber die Lage der Blätter über das Maß der gewöhnlichen Dunkelstellung hinausging. Eine nun vorgenommene Verdunklung führte zu keiner weiteren Stellungsänderung der Blätter. Zu erwähnen ist aber die Beobachtung, daß bei einer jungen *Impatiens*-Pflanze, bei welcher eine $3\frac{1}{2}$ Std. währende Inversstellung die Blätter in eine Zwischenlage zwischen Tag- und Nachtstellung übergeführt hatte, die nunmehr folgende Verdunklung eine Beschleunigung der begonnenen Bewegung veranlaßte.

Die hierauf unternommenen Versuche, die geotropische Aufwärtskrümmung bei Blättern invers stehender Pflanzen durch geeignet angebrachte Gewichte oder durch den Gegendruck von Uhrfedern völlig oder wenigstens teilweise zu verhüten, mißlangen, da stets Stieldrehungen oder sonstige Störungen eintraten. Die Frage, ob eine paratonische Verdunklung bei einem durch ein bestimmtes Gewicht äquilibrierten Blatt die Gleichgewichtslage stets im gewöhnlichen Sinne verändern würde, vermag ich demnach nicht zu entscheiden.

Die mikrometrischen Messungen und einige weitere Experimente hier anzuführen unterlasse ich, da die Untersuchungen, die Ende Juli und Anfang August angestellt wurden, nochmaliger Prüfung bedürften.

Abschnitt II.

Variationsbewegungen.

Die nach Pfeffer (11, p. 3) als Variationsbewegungen beschriebenen Vorgänge kommen, wie bekannt, nicht durch Wachstum, sondern durch abwechselnde Verlängerung und Verkürzung gewisser Gewebekomplexe zustande.

Unter der großen Reihe der mit solchen „Gelenkpolstern" ausgestatteten Pflanzen waren es in erster Linie *Phaseolus vulgaris*, *Phaseolus multiflorus* und *Mimosa pudica*, deren Schlafbewegungen den Gegenstand vorliegender Untersuchung bilden.

Die Hauptfrage war, ob wir die Reaktionen auf Helligkeitsschwankungen in den beiden antagonistischen Polsterhälften besagter Pflanzen auf gleichsinnig oder ungleichsinnig erfolgende Expansionsänderungen zurückzuführen haben.

Wie schon eingangs dieser Arbeit betont wurde, glauben Jost und Schwendener auf Grund der vorgenommenen Operationen

den Nachweis ungleichsinniger Reaktion erbracht zu haben, während Pfeffer eine gleichsinnig und gleichzeitig, jedoch ungleich schnell auf beiden Hälften eintretende Expansionsänderung als Reizreaktion annimmt.

Jost macht über die Art der vorgenommenen Operation, vor allem über die Schnittführung, keine Angaben; ich nehme daher an, daß die Resektionen in ähnlicher Weise, wie von Schwendener, werden ausgeführt worden sein, d. h. „daß die Polsterhälfte bis in die unmittelbare Nähe des zentralen Gefäßbündels abpräpariert war".

Ich konnte mich nun leicht davon überzeugen, daß derart operierte Gelenke in der Tat Blattbewegungen in gleichem Sinne vermitteln wie intakte Gelenke; d. h. also, es erfolgt — zB. bei *Phaseolus* — bei einseitiger Wirkung der unteren Gelenkhälfte, ebenso wie bei Tätigkeit beider Gelenkhälften, auf eine paratonische Verdunklung stets eine Senkung des Blattes, vorausgesetzt, daß nach der Operation Bewegungen überhaupt noch ausgeführt werden.

Zu anderen Resultaten war Pantanelli gekommen, welcher mit *Robinia pseudacacia* experimentierte. Die Gelenkresektionen erstreckten sich bei seinen Versuchen nicht nur auf die Polstergewebe in der Umgebung des zentralen Gefäßbündels, sondern es wurde auch der achsiale Gefäßstrang selber zur Hälfte abgetragen.

Wurden nun derart operierte Pflanzen gereizt, so trat durch Expansionszunahme im isolierten Polster eine entsprechende Senkung oder Hebung des Blattes ein[1]).

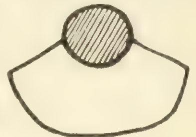
In Pfeffers Abhandlungen finden sich über die Art der Gelenkoperationen keine detaillierten Angaben. Die Methode war aber dieselbe gewesen, wie die von mir auf Veranlassung von Herrn Geh. Rat Pfeffer bei meinen Untersuchungen angewandte.

Zunächst erfolgte am vorderen und hinteren Ende des zu operierenden Polsters ein senkrecht auf das Gefäßbündel gerichteter Einschnitt von der Tiefe — gesetzt, es handelt sich um Entfernung der oberen Gelenkhälfte — des oberen Gelenkpolsters. Darauf wurden die beiden Einschnitte durch einen Längsschnitt verbunden und dann die so losgelöste Gewebepartie vom Gefäßbündel abgehoben.

Die mikroskopische Untersuchung ergab dann bei gelungenen Operationen am Querschnitt des Gelenkpolsters auf nächster Seite folgendes Bild (Fig. 14).

1) Vgl. auch die Arbeit von Paoletti.

Die in der beschriebenen Weise operierten Gelenke wurden meist mit einem feinen Streifen Watte umwickelt, welche durch ständigen Wasserzufluß feucht gehalten wurde. Von einem Bedecken der Schnittflächen mit Guttaperchalack (Jost II, p. 372) wurde Abstand genommen, da es nicht ausgeschlossen schien, daß durch die Einwirkung des Lackes auf die Gewebe die Tätigkeit der letzteren beeinträchtigt werden könnte.



Figur 14.

Ferner wurden die Pflanzen stets unter einem Glasrezipienten gehalten, dessen Wände bis zum unteren Drittel mit stets feuchtem Fließpapier ausgeschlagen waren.

Die Versuchsobjekte waren Topfpflanzen, die bis zur Verwendung in einem nach Süden gelegenen Gewächshause gestanden hatten, in welchem die Temperatur Schwankungen über 5° C. nicht aufwies. Die beiden letzten Tage bis zur Operation und die darauffolgende Frist der Beobachtungszeit war die Temperatur auf möglichst der gleichen Höhe gehalten worden, was bei den über 24 Stunden verteilten Beobachtungen durch Regulation der Heizung unschwer zu erreichen war.

Die Blattbewegungen wurden entweder durch Übertragung auf ein Hebeldynamometer (vgl. Pfeffer II, p. 9 ff.) gemessen, oder es wurden, wie dies auch Jost (II, p. 372) für seine Versuche angibt, durch angehängte Gewichte die Blätter in der normalen Lage gehalten.

A. Versuche mit Bohnen.

Die verwandten Exemplare von *Phaseolus vulgaris* und *Phaseolus multiflorus*, die aufrecht stehend auf dem Klinostaten in gleichmäßigem Lichtgenuß gezogen waren, zeigten im allgemeinen eine recht gute Reaktionsfähigkeit, namentlich betrug die Bewegungsamplitude bei Blättern von *Phaseolus vulgaris* nicht selten bis zu 100°.

Periodische Bewegungen.

Versuch I.

Phaseolus vulgaris mit zwei gleichmäßig reagierenden ersten Blättern. Bei dem einen derselben ist die Oberseite des Gelenkpolsters nach der Pfefferschen Methode reseziert, bei dem anderen sind die Verhältnisse unverändert. Die Hauptblattstiele sind an Holzstäben festgebunden. Versuchsdauer vom 11.—15. Jan. 1903.

Die Resektion der oberen Polsterhälfte wurde am 13. Jan., 5 Std. vor Beginn der Ablesungen, vorgenommen. Temp.: 18—20°.

Beobachtungen am 13. Jan.

Zeit		hell 1^{15}	Dunkel von 1^{20} bis 3^{25}		Dämmerg. 5^{5}	Nacht 7
Stellung am Gradbogen[1])	Blatt 1. operiert	98	87	79	81	81
	Blatt 2. normal	102	103	117	109	135

Beobachtungen am 14. Jan.

Zeit		hell 10^{15}	dunkel von 10^{20} (1^{10}) bis 2^{40}			Nachts 8
Stellung am Gradbogen	Blatt 1. operiert	90	90	85	86	85
	Blatt 2. normal	106	106	126	113	151

Beobachtungen vom 14. auf 15. Jan.

Zeit. Abends	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Stllg. am Grdbg.																	
Blatt 1. operiert	85	83	79	78	78	77	77	76	77	78	79	80	81	83	84	84	86
Blatt 2. normal	151	154	155	157	157	155	155	155	153	150	146	146	141	141	140	139	131

Leider gelang es nicht, die Bewegungsfähigkeit der operierten Blätter länger als 3—4 Tage zu erhalten.

Versuch II, vom 21.—23. I.

Objekte: *Phaseolus vulgaris*, *Phaseolus multiflorus*, je zwei Pflanzen. Temperatur vom 19.—23. zwischen 19 und 20°.

Phaseolus vulgaris.

Pflanze *a*. Blatt 1: Am 20. Abends die Unterseite nach Pfeffer reseziert.
Blatt 2: Normal.

Pflanze *b*. Blatt 1: Oberseite nach Schwendener reseziert.
Blatt 2: Normal.

Phaseolus multiflorus.

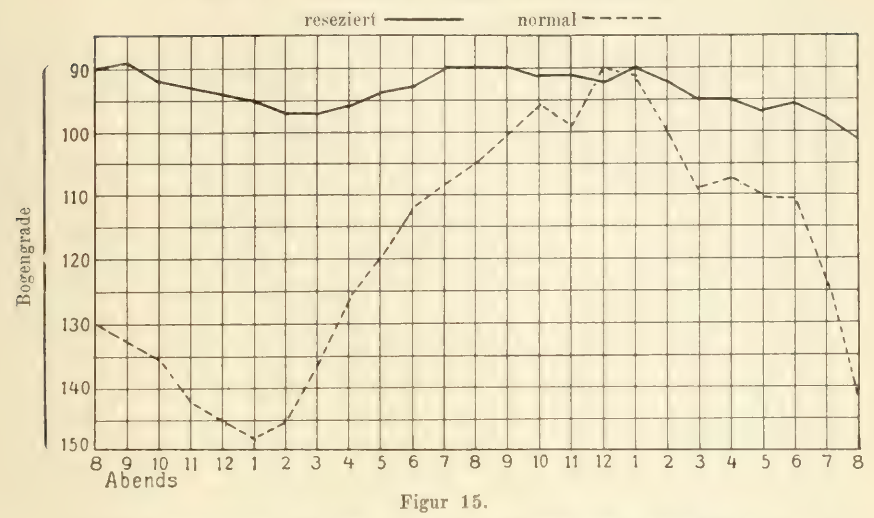
Pflanze *a*. Blatt 1: Oberseite nach Schwendener reseziert.
Blatt 2: Normal.

Pflanze *b*. Blatt 1: Oberseite nach Pfeffer reseziert.
Blatt 2: Normal.

Statt der Zahlen folgen hier die durch die Beobachtungen gewonnenen Kurven.

1) Die Ablesungen erfolgten an einem Gradbogen, welcher derart vor dem mit einem Zeiger versehenen Blatt aufgestellt war, daß die Verbindungslinie von 0° (oben) bis 180° (unten) mit der senkrechten zusammenfiel.

No. 1. *Phaseolus vulgaris.* Pflanze *a.*



Figur 15.

Die angezogene Kurve gibt die Bewegung von Blatt 1, die punktierte Kurve die von Blatt 2 wieder. Die Beobachtung begann am 21. I. Abends 8 Uhr.

No. 2. Pflanze *b.* Kurvenwerte wie bei No. 1.

reseziert —— normal - - - - -

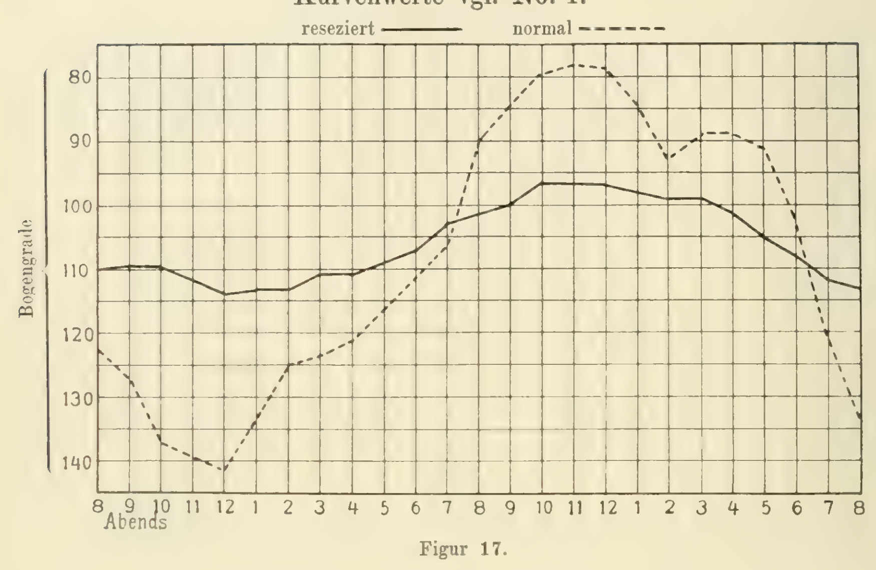
Bogengrade

70 80 90 100 110 120 130 140 150 160 170

8 9 10 11 12 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 1 2 3 4 5 6 7 8 9
Abends

Figur 16.

No. 3. *Phaseolus multiflorus.* Pflanze *a.*
Kurvenwerte vgl. No. 1.



Figur 17.

No. 4. Pflanze *b.* Kurvenwerte vgl. No. 1.

reseziert ——— normal - - - -

Gradbogen

70 80 90 100 110 120 130 140 150 160 170

8 9 10 11 12 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 1 2 3 4 5 6 7 8 9
Abends

Figur 18.

Die hier wiedergegebenen Kurvenbilder bedürfen nur weniger Worte der Erklärung.

No. 1 (Fig. 15). Die ausgezogene Kurve zeigt die Exkursionen des unterseits resezierten Blattes. Von 9 Uhr ab ist eine ziemlich gleichmäßig verlaufende Senkung bis Nachts 2 Uhr deutlich zu erkennen, dann beginnt durch Nachlassen der Expansion im oberen Gewebspolster bis 7 Uhr eine Hebung um 7°.

Sämtliche Pflanzen wurden von 12-2 Uhr durch Schließen der Läden verdunkelt. Merkwürdigerweise reagierte aber das operierte Blatt anstatt, wie zu erwarten war, mit einer Senkung mit einer Hebung um 2°, um darauf allerdings bis 3 Uhr um 5° zu fallen. Um 6 Uhr beginnt deutlich die abendliche Senkung.

Auch das normale Blatt zeigt einige Unregelmäßigkeiten, einmal eine Senkung zwischen 10 und 11 Uhr Vormittags um 3° und dann eine viel länger über die Zeit der Verdunklung andauernde Reaktion, als dies bei andern Objekten beobachtet wurde.

No. 2 (Fig. 16). Das eine Blatt ist nach der Schwendenerschen Methode, also nicht sehr weit, operiert. Die Schlafbewegung schreitet bis 12 Uhr Mitternachts fort, alsdann beginnt mit einer zwischen 4 und 7 Uhr verlaufenden, mir unerklärlichen Remission eine Hebung, die um 11 Uhr ihren höchsten Stand erreicht hat.

Die zweistündige Verdunklung führt zu einer kleinen Senkung; bis 4 Uhr hat sich das Blatt noch einmal etwas gehoben, um alsdann mit der abendlichen Senkung, die in diesem Fall bis 9 Uhr Abends 14,5° betrug, einzusetzen.

Die Kurve des normalen Blattes erklärt sich von selbst.

No. 3 (Fig. 17) bedarf keiner weiteren Erklärung.

Bei No. 4 (Fig. 18) handelt es sich bei der ausgezogenen Kurve um ein nach der Pfefferschen Methode operiertes Blatt. Dasselbe zeigt von 8 Uhr Abends bis 1 Uhr eine Erhebung um 12,5°, um dann in den folgenden Stunden langsam zu sinken. Die Verdunklung über die Mittagszeit äußert sich in einer wenn auch geringen Hebung, und um 6 Uhr beginnt als deutliche Reaktion wieder eine Hebung.

Es versteht sich von selbst, daß unter der großen Reihe von Versuchen nur diejenigen hier Berücksichtigung fanden, deren Resultate für den jeweiligen Fall die charakteristischsten waren.

Ich muß freilich zugeben, daß immerhin einige der Versuchsobjekte, sei es, daß sie nach der Schwendenerschen oder Pfefferschen Methode operiert worden waren, überhaupt keine

Reaktionen auf Verdunklungsreize mehr zeigten. Anderseits fehlte es nicht an Beispielen, wo bei oberseitigen Polsterresektionen, nach Schwendeners Vorgang, eine Verdunklung zu einer Hebung der Blätter führte — eine Tatsache, die auch Schwendener wiederholt bei seinen Versuchen beobachtet zu haben scheint.

Ich glaube deshalb, daß die Abgrenzung der Wirkungssphären der beiden Polsterhälften individuellen Schwankungen unterworfen ist, daß sie aber im ganzen etwas unter die Halbierungslinie des Polsters zu verlegen ist[1]).

Bei den mit Erfolg operierten Pflanzen pflegte, wie schon früher bemerkt, die Reaktionsfähigkeit am 3.—5. Tage nach der vorgenommenen Resektion zu erlöschen.

Überstand das Blatt den Eingriff, was in etwa $^2/_3$ der Fälle geschah, und trat an der Schnittfläche eine Wundheilung ein, so war auch fernerhin, solange meine Beobachtungen reichten, jede Bewegungsfähigkeit des Blattes verschwunden.

Es gilt dies nicht nur für *Phaseolus*, sondern auch für *Mimosa pudica*.

B. Versuche mit *Mimosa pudica*.

Nachdem im Sommer 1902 die Versuche begonnen worden waren, haben sie im Oktober und November ihren Abschluß gefunden.

Vor allem galt es, auch hier sich Aufschluß zu verschaffen, darüber, ob bei den paratonischen und nyktitropischen Bewegungen eine gleichsinnig in den Blattpolstern vor sich gehende Expansionsänderung — mit zeitlicher Verschiedenheit des Verlaufs — existiert, oder ob die antagonistischen Polsterhälften entgegengesetzt auf Beleuchtungswechsel reagieren.

Wenn man auch im allgemeinen annehmen darf, daß die paratonische Wirkung des Lichtes die durch Temperaturdifferenzen induzierten Bewegungen überwiegt, so schien es doch vor allem durch die Jostschen Beobachtungen (II) geboten, sämtliche Versuche in einer möglichst gleichmäßigen Temperatur vor sich gehen zu lassen.

---

1) Trotz der an frischem Material wiederholt vorgenommenen mikroskopischen Untersuchungen war es mir unmöglich, eine Abgrenzung der beiden Zonen aufzufinden.

Auch hier wurde versucht, durch Resektion der einen Polsterhälfte — es handelt sich hier allein um das Studium der Reizbewegungen des primären Blattstieles — in den Gang der Bewegungen einen Einblick zu gewinnen. Ich verweise zum Verständnis der Versuchsanordnung auf das auf p. 258 gesagte und bemerke nur, daß sämtliche zur Verwendung kommenden Pflanzen vor Beginn der Experimente auf ihre Reaktionsfähigkeit geprüft worden waren.

Nach dem Vorgang von Pfeffer (II, p. 75) verwandte ich, um die Bewegung der sekundären Blattstiele zu verhindern, leichte, Yförmig gebogene Drahtstücke, deren einer Schenkel an dem primären Blattstiel befestigt wurde, während die beiden andern Schenkel zum Festhalten der sekundären Blattstiele dienten. Das Gewicht der Drahtstücke betrug nicht über 0,1 g.

Solchermaßen ausgerüstete Blätter zeigen bekanntlich auch bei abendlichen Schlafbewegungen, vorausgesetzt, daß die Bandagierung 8—10 Tage zuvor die Bewegungen der sekundären Blattstiele verhindert hat, eine deutliche Hebung, wie eine solche ja auch bei freibeweglichen wie gehemmten Blättern auf eine paratonische Reizung zustande zu kommen pflegt.

1. Einfache Rezeptionsbewegungen.

Drei am 25. VII. Vormittags ½9 Uhr operierte Pflanzen (Entfernung des unteren Gewebepolsters des primären Blattstieles nach Pfeffer) wurden Nachmittags bis zu zwei Stunden verdunkelt. Ein in der Verlängerung des primären Blattstieles verlaufendes Drahtstück lag auf dem Zeiger eines Hebeldynamometers auf, die Bewegungen in gleichem Sinne auf denselben übertragend. An einem Gradbogen mit 0° oben, 180° unten wurden die verschiedenen Exkursionen abgelesen. Die Versuchspflanzen standen seit dem 23. VII. Abends unter Glasglocken im dampfgesättigten Raum bei ca. 22° C.

Versuch *a*. vom 24. VII.

Zeit		2^{15}			3				4
Stellung am Gradbogen	Blatt *a*. normal	78	75	77,5	66	62	64,5	65	65,5
	Blatt *b*. Unterseite reseziert	91,5	92	92	94	96	96,5	96	96

Die Ablesungen erfolgten alle 15 Minuten, die Verdunklung dauerte von 2^{15}—4 Uhr.

Versuch *b*, vom 24. VII.

Zeit		2^{20}		3			4			5	5^{30}
Stellung am Gradbogen	Blatt *a*. normal	81	81,5	79	74	68,5	68	70	72	73	75
	Blatt *b*. Unterseite reseziert	86	86	87,5	90	91,5	91	89	88	88,5	88

Die Ablesungen erfolgten alle 20 Minuten, die Verdunklung dauerte von 2^{20}—5^{30}.

Versuch *c*, vom 26. VII.

Zeit		1^{30}		2				3				4
Stellung am Gradbogen	Blatt *a*. normal	94	94	93	94	92	90	88	86	87	89	89
	Blatt *b*. Unterseite reseziert	101,5	102	103,5	104	106,5	106	106	105,5	105	105	105

Die Ablesungen erfolgten alle 15 Minuten. Verdunkelt wurde von 1^{30}—4 Uhr.

Dies einige Beispiele für die paratonischen Bewegungen operierter Mimosenblätter, soweit sie die Versuche vom Sommer 1902 ergeben hatten. Die Fortsetzung der Experimente erfolgte im November und Dezember, wo allerdings die im Treibhaus untergebrachten Pflanzen nur noch mit Auswahl zu gebrauchen waren.

Versuch *d*, vom 18. XI.

Zeit		2^{15}			3				4		4^{30}
Stellung am Gradbogen	Blatt *a*. normal	76	76,5	75	73	69,5	69	68	68	70	70,5
	Blatt *b*. Unterseite reseziert	84	85,5	88	88	88,5	87,5	86	86	86	86,5

Verdunkelt von 2^{15}—4^{30}. Temperatur 17° C.

Die Resektion des unteren Polsters war Vormittags zwischen 9 und 10 Uhr vorgenommen worden.

Versuch *e*, vom 20. XI.

Zeit		2			3			4			5
Stellung am Gradbogen	Blatt *a*. normal	84	83	80,5	76	72,5	72	73	75	77	76,5
	Blatt *b*. Unterseite reseziert	94	95	94	93,5	91	91,5	91	90	91,5	91,5

Die Ablesungen erfolgten alle 20 Minuten, die Verdunklung hatte gedauert von 2 bis 5 Uhr. — Die Temperatur hatte 18° C. betragen.

Was sich aus diesen beiden letzten Tabellen ergibt, ist dasselbe, was auch in den vorhergehenden sich ausspricht, d. h.: die paratonische Reizung trifft gleichzeitig beide Polsterhälften, die obere wie die untere. Bei intakten Pflanzen verläuft nun die Reaktion auf der unteren Polsterhälfte schneller und überwindet auch noch die langsamer verlaufende, entgegengesetzt wirkende Expansionsänderung der oberen Polsterhälfte, die ihrerseits, wenn isoliert tätig, mit einer deutlichen Steigerung der Expansionskraft, d. i. mit einer Senkung des primären Blattstieles auf paratonische Reizung reagiert.

2. Tägliche periodische Bewegungen.

Was diese bei Tag- und Nachtwechsel auftretenden Bewegungen betrifft, so kann ich nur über einige Versuche berichten, die im November 1902 an Treibhauspflanzen ausgeführt wurden.

Die Fiederblätter der in Betracht kommenden Pflanzen waren mindestens eine Woche lang zuvor in der angegebenen Weise an ihren Bewegungen durch Bandagieren gehindert worden. Es war demgemäß in fast allen Fällen nach einer bis etwa 10 Uhr Vormittags anhaltenden Senkung der primären Blattstiele in den Mittagsstunden ein Gleichgewichtszustand eingetreten, der bis 3 Uhr oder 4 Uhr anhielt. Von da ab trat eine langsam beginnende Hebung ein, die in den Abendstunden zwischen 6 und 9 Uhr ihre größte Zunahme erfuhr.

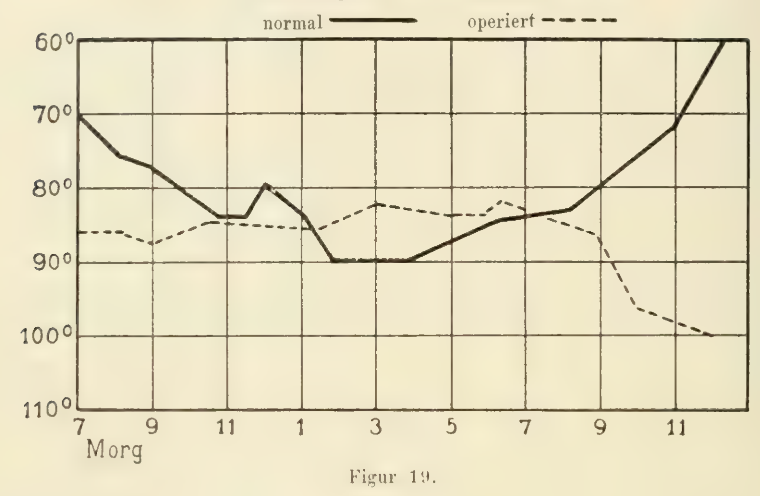
Entsprechend dem Verhalten des vom antagonistischen Gewebepart befreiten oberen Gelenkpolsters bei photonastischer Reizung zeigte die isolierte obere Polsterhälfte auch in ihrer periodischen Bewegung den Ausdruck gesteigerter Expansionskraft, die sich in einer Abends erfolgenden, aktiven Senkung des primären Blattstieles zu erkennen gab.

Die folgenden Kurvenbilder sollen den Bewegungsgang der intakten und operierten Blattstiele wiedergeben.

Die ausgezogene Kurve entspricht den Bewegungen des normalen Vergleichsblattes, die punktierte denen des der unteren Gelenkhälfte beraubten primären Blattstieles.

Versuch *a*, vom 23. XI.

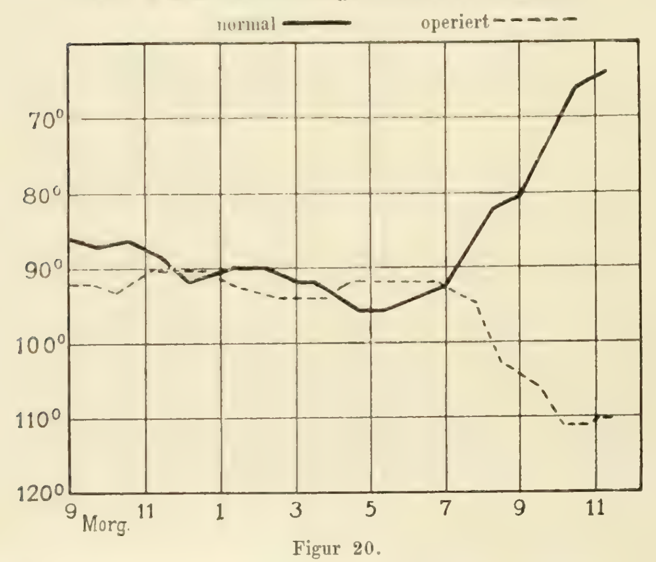
Von 7 Uhr Morgens bis 12 Uhr Nachts.



Figur 19.

Versuch *b*, vom 24. XI.

Von 9 Uhr Vormittags bis 11[15] Nachts.



Figur 20.

Was den Wert dieser beiden Bilder beeinträchtigt, ist einmal der für diese Untersuchungen ungünstige Zeitpunkt (November), sodann die unzureichende Wärmeregulierung im Versuchsraume, durch welche es nicht ermöglicht wurde, Temperaturschwankungen

bis zu 5 Graden zu vermeiden. Wenn ich es mit der Aufführung dieser beiden Tabellen bewenden lasse, so geschieht es deshalb, weil prinzipielle Verschiedenheiten aus der Betrachtung der andern sich nicht ergeben würden.

Abschnitt III.

Zusammenfassung und Schluß.

Wenn ich die in den vorangegangenen Abschnitten mitgeteilten Tatsachen noch einmal zusammenhängend bespreche, so möchte ich hierbei in erster Linie einiger theoretisch wichtiger Fragen gedenken.

Die beiden sich gegenüberstehenden Ansichten über das Zustandekommen der nyktitropischen Bewegungen habe ich bereits in der Einleitung erwähnt, und es gilt nun, zu der einen oder der anderen Hypothese auf Grund der gewonnenen Resultate Stellung zu nehmen.

Nach Pfeffer haben wir im Hingang wie im Rückgang einer jeden Nutationsbewegung, sei es, daß sie durch photonastische oder thermonastische Reize hervorgerufen ist, eine Reizreaktion vor uns, wobei in gleicher Weise Oberseite wie Unterseite zu gesteigertem Wachstum veranlaßt werden. Nur vermag eine Seite (Unterseite, bei *Impatiens*) ihr Wachstum nicht so schnell auszuführen und hinkt deshalb mit ihrer Zuwachsbewegung hinter der andern Seite her.

Jost, Schwendener u. a. glauben jedoch in der rückgängigen Bewegung eine auf inneren Ursachen beruhende Reaktion sehen zu müssen, die lediglich veranlaßt wird durch die Primärbewegung, d. i. durch die mit Wachstumsbeschleunigung verbundene Reizreaktion der einen Seite (Oberseite bei *Impatiens*). Die Rückregulation wäre zu erklären als Autotropismus.

Wiederholt schon ist im vorhergehenden auf die Fittingsche Arbeit hingewiesen worden, und auch jetzt bieten die Ähnlichkeiten in der Reaktion auf haptotrope und photo-thermonastische Reize Gelegenheit zu erneutem Vergleich beider Reizvorgänge.

So scheint es zunächst nicht ausgeschlossen, die Wachstumsvorgänge der in ihren Bewegungen gehemmten Blätter von *Impatiens*, *Tulipa* und *Crocus* in der Tat lediglich als Reaktion und aus inneren Ursachen erfolgende Gegenreaktion aufzufassen, analog den Vorgängen der in ihren Bewegungen gehemmten und gereizten Ranken.

Die Stelle der Fittingschen Arbeit, die ich hierbei vergleichend im Auge habe (p. 611), bezieht sich auf die Untersuchung der in ihren Krümmungsbewegungen verhinderten *Passiflora*-Ranken, wonach weder der Ausgleich des Krümmungsbestrebens, d. i. die zweite Beschleunigung, notwendigerweise eine vollzogene Kontaktkrümmung zur Voraussetzung hat, noch auch ihre Ursache allein in der hierdurch bewirkten Kompression der Zellen an der Konkavseite haben kann.

Wenn ich hier auf die große Ähnlichkeit der Reizbewegungen von Ranken und den Nutationsbewegungen von *Impatiens*-Blättern aufmerksam gemacht habe, und wenn dadurch der oben ausgesprochenen Ansicht über das Zustandekommen der nyktitropischen Bewegungen eine gewisse Stütze gegeben ist, so muß doch auch auf einen nicht unwesentlichen Gegensatz verwiesen werden.

Nach Fitting (p. 585) zeigen Ranken, welchen eine Krümmung aufgezwungen ist — ohne daß sie hierbei einen äußeren Reizimpuls erfahren haben — eine Ausgleichung der Biegung. Ja, fast stets geht der Ausgleich weiter, und es tritt eine gewisse Überkrümmung nach der entgegengesetzten Seite ein. Dabei kommt der Ausgleich der Krümmung genau so zustande, wie der einer Kontaktkrümmung, d. h. durch eine transitorische Beschleunigung des Mittelwachstums. Wie ist nun im Gegensatz hierzu das Verhalten von *Impatiens*-Blättern?

Wiederholt hatte ich versucht, junge, kräftige Blätter mit gutem Reaktionsvermögen künstlich in Schlafstellung zu bringen, und zwar dadurch, daß ich die Blattspitze an einem Faden nach abwärts zog und an einer Stütze fixierte, wenn die dem Blatt und Blattstiel verliehene Krümmung der Schlafstellung der Blätter entsprach.

In den meisten Fällen hatte ich diese passive Krümmung dem Blatt in etwa der gleichen Zeit zuteil werden lassen, d. h. ich hatte in Intervallen von je 10 Minuten das Blatt um jeweils 10° nach abwärts gebogen, bis es nach 1½ Stunden den tiefsten Stand erreicht hatte. Erfolgte dann bei den gleichzeitig photonastisch gereizten und in Schlafstellung befindlichen Blättern die rückläufige Bewegung, so ließ ich auch das in aufgezwungener Krümmung befindliche Blatt sich langsam erheben, ebenfalls der Hebung verdunkelter Blätter entsprechend. Das Resultat war, daß meist die passiv gebogenen Blätter ⅔ der Krümmung kontemporär mit den in rückläufiger Bewegung befindlichen Blättern ausglichen, während

die letzte Erhebung bis zur Ausgangsstellung oft mehrere Stunden auf sich warten ließ. Messungen vermittels des Okular-Mikrometers ergaben nun, daß beim Akt der Einkrümmung die Tuschmarken auf der Oberseite auseinander rückten, und zwar um annähernd dieselbe Entfernung, um welche sich die Tuschmarken auf der Unterseite näherten. Jedenfalls kam eine wesentliche Verlängerung der Mittelzone durch die Biegung nicht zustande. War die Krümmung wieder ausgeglichen, so hatten sich die Werte der Markendistanz auf Ober- und Unterseite wieder auf die gleiche Größe wie zu Anfang eingestellt, vermehrt um den auf den gesamten Querschnitt verteilten Stundenzuwachs. Eine Wachstumsbeschleunigung war jedenfalls bei meinen Messungen nicht zu erkennen.

Ich glaube deshalb, daß bei dem Ausgleiche der aufgezwungenen Krümmung von einem transitorisch gesteigerten Wachstum der Mittelzone nicht die Rede sein kann, vielmehr scheinen mir die Druck- und Zugdifferenzen zwischen den Geweben der Unterseite und Oberseite die Rückkrümmung zur Genüge zu erklären, wenngleich die letzteren bei einem bis zu einem gewissen Grade plastischen Organ, wie bei den Blattstielen von *Impatiens*, keine erheblichen Größen erreichen werden.

Der Versuch, auch Tulpen- und *Crocus*-Perigonblättern solche mechanische Krümmungen aufzuzwingen, um über die Art und Weise der Ausgleichsbewegung etwas zu erfahren, war mit einer Reihe von Schwierigkeiten verbunden, sodaß ich von einer Verwendung der Resultate vorerst absehen muß. Im übrigen zeigen ja die thermonastischen Bewegungen der Perigonblätter von *Tulipa* und *Crocus* mit den photonastischen Bewegungen von *Impatiens*-Blättern eine außerordentlich große Ähnlichkeit. Die Reizreaktion äußert sich auch hier in einer doppelten Wachstumsbeschleunigung der Mittelzone, entsprechend der Bewegung und Gegenbewegung der Blütenhüllblätter.

Diese transitorische Wachstumsbeschleunigung tritt in ihren zwei Phasen auch dann auf, wenn die Bewegungen der Blätter unmöglich gemacht sind. Ein scheinbar gleichzeitig verlaufender, gleichsinnig gerichteter Zuwachs kommt nur bei den in Sperrung befindlichen Blättern vor. Auch hier besteht eine Übereinstimmung mit den photonastischen Bewegungen gehemmter *Impatiens*-Blätter. Es ist deshalb wohl gestattet, die thermonastischen Bewegungen der Perigonblätter von *Tulipa* und *Crocus* als ganz ähnliche Reizreaktionen

zu betrachten wie die photonastischen Bewegungen der *Impatiens*-Blätter. Nun haben wir zwar zu unterscheiden zwischen Übergangsreizen, als deren Folge sich die Übergangsreaktionen teils in transitorischen Wachstumsbeschleunigungen, teils in Wachstumshemmungen zu erkennen geben, und zwischen permanenten oder stationären Reizen, durch welche in vielen Fällen eine bleibende Veränderung der Gleichgewichtslage — wechselnd je nach Objekt und Reiz — herbeigeführt wird, eine scharfe Trennung der verschiedenen Reaktionen wird aber nicht immer leicht sein.

Immerhin müssen wir aber festhalten, daß in unserem Fall durch ihr Zusammenwirken der ganze komplizierte Vorgang einer photonastischen oder thermonastischen Bewegung, deren Charakter oben geschildert ist, zustande kommt.

Daß die rückläufige Bewegung nun nicht ausschließlich als eine autogene, durch den Akt der Einkrümmung veranlaßte, aufzufassen ist, glaube ich aus folgenden Gründen schließen zu dürfen.

Eine Einkrümmung, wie der Hingang einer photo- oder thermonastischen Bewegung eine solche darstellt, ist zur Erzielung eines Rückgangs als Gegenreaktion nicht nötig.

Da ferner ein auf die Blätter wirkender Längszug an sich keine Wachstumsbeschleunigung hervorruft, so ist auch nicht anzunehmen, daß die im Wachstum vorauseilenden Gewebepartien der Oberseite durch ihren Zug auf die Gewebe der Unterseite eine Wachstumsbeschleunigung als Gegenreaktion hervorrufen.

Auch sei daran erinnert, daß bei dem Krümmungsvorgang die konkav werdende Flanke (an der Peripherie gemessen) annähernd ihre Länge bewahrt, also bei einem 20fach gesteigerten Zuwachs in der Mittelzone des gesamten Organes für ihre Mittellinie immer noch eine transitorische Wachstumssteigerung um das zehnfache aufweisen muß.

Eine entgegengesetzte Reaktion beider Flanken auf photonastische oder thermonastische Reize ist hier also wohl kaum anzunehmen.

Schließlich mögen noch die Resultate, die sich aus dem Studium der Variationsbewegungen von *Phaseolus vulgaris* und *Phaseolus multiflorus* ergaben, zu Analogieschlüssen herangezogen werden. Sie seien hier nochmals kurz zusammengestellt.

Durch eine tiefgehende Resektion — Entfernung der oberen Polsterhälfte — bei *Phaseolus* gelang es in etwa $^2/_3$ der Fälle, den Bewegungsgang bei paratonischer Reizung umzukehren. Des-

gleichen erfolgte bei derart operierten Pflanzen bei Eintritt der periodischen Bewegung Abends an Stelle einer Senkung eine Hebung.

Wie schon früher bemerkt, fehlte es nicht an Ausnahmen. Einmal konnten oberflächlicher ausgeführte Resektionen (Schwendenersche Methode) zu den gleichen Resultaten führen, wie tiefer gelegte Schnitte. Sodann zeigten manchmal auch die tiefer operierten Objekte (Pffefersche Methode) als Reizreaktion in ihrer Blattbewegung eine Senkung.

Im allgemeinen aber führen *Phaseolus*-Blätter, deren Gelenkpolster nach der Pfefferschen Weise oberseits reseziert sind, in etwa $^{2}/_{3}$ der Fälle auf Verdunklungsreize eine Hebung aus, während die auf die Schwendenersche Weise operierten Blätter, soweit meine Versuche dies ergaben, in etwa $^{2}/_{3}$ der Fälle eine Senkung zeigen.

Demnach wäre zu folgern, daß durch die tiefere Schnittführung in der Tat die Grenzlinie zwischen den beiden gleichsinnig reagierenden Polsterhälften in der Mehrzahl der Fälle getroffen wird; und daß es sich um eine gleichsinnige Reaktion im Sinne Pfeffers hierbei handelt, kommt eben in der zu einer Hebung des Blattes führenden Tätigkeit des isolierten Gewebepolsters zum Ausdruck. Von einer Rückregulation hier zu sprechen, ist wohl nicht erlaubt, da ja die eine solche auslösende, primäre Bewegung fehlt.

Auch das Verhalten der Biegungsfestigkeit ist der Annahme einer gleichsinnig gerichteten, gleichzeitig einsetzenden, jedoch ungleich schnell verlaufenden Reaktion nicht ungünstig, zumal die Zunahme der Biegungsfestigkeit, wie schon Pfeffer hervorhob, mit großer Regelmäßigkeit bei den verdunkelten Gelenken eintritt.

Allerdings — und darauf macht schon Jost (II, p. 376) aufmerksam — kann das Verhältnis der Expansionskraft in beiden Gelenkhälften sich derart ändern, daß zB. die Zunahme des Turgors in der Oberseite, die Abnahme des Turgors in der Unterseite überwiegt und sich derart ebenfalls eine Zunahme der Biegungsfestigkeit erklärt. Daß sich aber, wie schon oben bemerkt, die Biegungsfestigkeit stets bei der Verdunklung vermehrt, geht, entgegen den Angaben Schwendeners, aus einer großen Zahl von Messungen hervor, die ich teils nach der Schwendenerschen, teils nach der Brückeschen Methode an *Phaseolus* (und *Mimosa*) ausführte.

An *Phaseolus multiflorus* zB. zeigten die während 24 Stunden zweistündlich vorgenommenen Messungen folgende Werte[1]):

Zeit	Abends 9	11	1	3	5	7	9	Mittags 11	1	3	5	7	Abends 9
Werte der Biegungsfestigkeit	20	18	22,5	24	24	21	23,5	25	24,5	26	22	18	18,5

Der Versuch wurde am 21./22. Januar 03 bei konstanter Temperatur zwischen 18—19° C. nach dem Vorgang Brückes angestellt.

Ein am 23./24. März mit *Phaseolus vulgaris* ausgeführter Versuch ergab bei stündlicher Ablesung folgende Werte:

Zeit	Abends 9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Werte der Biegungsfestigkeit	19	23	18,5	17	14	13,5	14	18	22	21,5	24	30	30,5
Zeit	10	11	Mittags 12	1	2	3	4	5	6	7	8	Abends 9	
Werte der Biegungsfestigkeit	27	37	34	32	34,5	30	31	36	33	22	17	17,5	

Die Temperatur hatte 18—20° C. betragen. Die Bestimmung der Biegungsfestigkeit war nach der Schwendenerschen Methode ausgeführt worden.

Daß auch längere Zeit auf dem Klinostaten befindliche geonyktitrope Pflanzen bei Beginn der Nacht in ihren Gelenkpolstern eine Erhöhung der Biegungsfestigkeit zeigen, dafür spricht folgende Tabelle.

Eine Bohnenpflanze (*Phaseolus multiflorus*) mit zwei gleich gut entwickelten, prompt reagierenden Blättern kam 12 Tage, vom 18—27. Dezember, auf den Klinostaten. Die Achse desselben war horizontal, parallel zum Fenster gestellt. Die Bohnenpflanze bildete in ihrer Sproßrichtung mit der Klinostatenachse einen rechten Winkel.

1) Die Zahlen, welche die Werte der Biegungsfestigkeit angeben, bedeuten die Summe von Bogen-Graden, indem jeweils der Ausschlag nach oben und der Ausschlag nach unten addiert ist.

Bestimmung der Biegungsfestigkeit nach Brücke.

	Blatt *a*.				Blatt *b*.			
	Mittags	Biegungsfestigk.		Abends	Mittags	Biegungsfestigk.		Abends
1. Tag	12^{30}	20	24	7^{20}	2^{15}	25	26,5	9^{50}
2. „	12^{20}	24,5	17,5	7^{35}	2^{10}	22	20	10^{02}
3. „	1—	29	30,5	7^{18}	2^{41}	30	30	10^{18}
4. „	1^{10}	31	27	7^{40}	2^{30}	26	26	10^{5}
5. „	12^{40}	28	24	7^{11}	2^{40}	29,5	25	9^{48}
6. „	12^{18}	24	21	7^{51}	2^{28}	22,5	16	9^{51}
7. „	12^{26}	25,5	20	7^{22}	2^{17}	21	15	9^{40}
8. „	12^{51}	18,5	17	7^{15}	2^{50}	17	17,5	9^{36}
9. „	12^{30}	21	16,5	7^{30}	2^{31}	16	18	10—
10. „	12^{19}	21,5	18,5	7^{41}	2^{22}	27	22	9^{54}
11. „	12^{30}	16	16	7^{28}	2^{26}	23	20	10^{10}
12. „	12^{42}	17	16,5	7^{31}	2^{38}	24,5	21,5	10^{15}

Frei von Ausnahmen sind freilich die gewonnenen Werte nicht. So zeigt zB. Blatt *a* am 1. und 3. Tag sogar eine Abnahme der Biegungsfestigkeit und am 11. und 12. Tag keine oder nur eine ganz geringe Zunahme derselben.

Das gleiche gilt für Blatt *b*, welches am 1., 8. und 9. Tag Abends eine Abnahme und am 3. und 4. Tag eine gleich große oder wenig differente Biegungsfestigkeit aufweist.

Als Ursache dieser Erscheinung muß man wohl neben der an sich ungünstigen Jahreszeit mit ihren geringen Helligkeitsschwankungen die nicht unerheblichen Temperaturdifferenzen im Versuchsraume (15—20° C.) verantwortlich machen.

Vielleicht waren es auch die letzteren, die das sonst bei klinostaten Pflanzen (geonyktitropen) auftretende Verschwinden der Schlafstellung (vgl. Fischer I) verhinderten. Denn eine absolute Ruhelage der Blätter bestand an keinem Tag, auch nicht, nachdem die Schlafbewegungen in ihren Hauptexkursionen vom 3. Tage an fehlten.

Bemerken möchte ich aber, daß die zu den Klinostatenversuchen verwandte Pflanze im Lauf des 15. und 18. Dezembers regelmäßig eine Erhöhung der Biegungsfestigkeit von 4—7° hatte erkennen lassen. Den Versuchen mit *Phaseolus multiflorus* folgten weitere mit *Phaseolus vulgaris*. Diese letzteren zeigten, wenn sie auch nicht ganz frei von Ausnahmen waren, mehr Übereinstimmung in der abendlichen Zunahme der Biegungsfestigkeit. Daß nach

Fischer geonyktitrope Pflanzen nach dem Erlöschen ihrer Schlafbewegung Abends überhaupt keine Zunahme der Biegungsfestigkeit in ihren Gelenkpolstern mehr zeigen, läßt sich mit den Resultaten meiner bisherigen Untersuchungen nicht ohne weiteres vereinigen.

Hierüber, ebenso wie über die Verhältnisse der Biegungsfestigkeit bei chloroformierten und ätherisierten Pflanzen, müssen weitere Untersuchungen entscheiden. Daß Bohnenblätter, deren Blattpolster einseitig operiert sind, auf dem Klinostaten nach derselben Zeit wie die intakten Bohnenblätter ihre Schlafstellung sistieren, sei schon hier bemerkt.

Wenn man nun, veranlaßt durch die im großen und ganzen übereinstimmenden Resultate der Resektionsversuche bei *Phaseolus* und *Mimosa*, die „gleichsinnige Reaktion“ für erwiesen hält, so muß immerhin im Anschluß an Jost und Haberlandt auf den beträchtlichen Eingriff solcher Operationen hingewiesen werden.

Da aber seitliche, bis zum Gefäßbündel reichende Einschnitte nicht imstande sind, die Reaktionsfähigkeit — wenige Ausnahmen abgerechnet — aufzuheben oder gar im Vergleich zum normalen Verhalten wesentlich zu verändern, so halte ich es für unwahrscheinlich, daß durch die Resektion einer ganzen Polsterhälfte die Expansionssteigerung in der übrig gebliebenen Gelenkhälfte vikariierend gewissermaßen eintritt und so zu einer Hebung des Blattes führt.

Daß die in der einzelnen Polsterhälfte auftretende Expansionssteigerung als der Ausdruck einer auf den ganzen Querschnitt verteilten Expansionszunahme aufzufassen ist, spricht sich bei intakten Pflanzen in der abendlichen Zunahme der Biegungsfestigkeit aus[1]).

Zusammenfassend können wir also sagen:

Photonastische und thermonastische Nutations- und Variationsbewegungen kommen, soweit die hier wiedergegebenen Resultate eine Verallgemeinerung erlauben, durch gleichsinnig aber ungleichzeitig verlaufende Prozesse in den antagonistischen auf den Reiz reagierenden Teilen zustande.

---

1) Über den Einfluß von Temperaturänderungen auf die Bewegungen der Blätter von *Mimosa* und *Phaseolus* berichtet Jost (II, p. 376 ff.). Dazu möchte ich mitteilen, daß Versuche, die ich mit *Phaseolus multiflorus* anstellte, ergaben, daß Blätter, deren Gelenkpolster oberseits reseziert waren, bei Temperatursteigerung eine Hebung (gleichwie bei intakten Pflanzen) zeigten. Und daß anderseits Blätter, deren Bewegungen nur durch die Tätigkeit der oberen Polsterhälfte zustande kamen, bei Temperatursteigerung sich senkten. — Also auch hier eine gleichsinnige Reaktion in beiden antagonistischen Polsterhälften.

Hin- und Rückgang der Nutationsbewegung sind begleitet von einer transitorischen Wachstumsbeschleunigung der Mittelzone.

Beim Ausgleich mechanischer Einkrümmungen ist eine Wachstumssteigerung nicht wahrzunehmen.

Auf dem Klinostaten setzt *Impatiens parviflora* ihre abendlichen Schlafbewegungen fort, ist also nach Fischer zu den autonyktitropen Pflanzen zu rechnen.

Literatur-Verzeichnis.

Baranetzky, J. I. Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen (Flora, Bd. 89, 1901).

Burgerstein, A. I. Über die nyktitropischen Bewegungen der Perianthien. Selbstverlag des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftl. Kenntnisse. Wien 1887. — II. Kerners Beobachtungen über die Zeit des Öffnens und Schließens von Blüten. Aus hinterlassenen Aufzeichnungen zusammengestellt. Separatabdruck aus der österreich. botan. Zeitschr., Jahrg. 1901, No. 6. — III. Über die Bewegungserscheinungen der Perigonblätter von *Tulipa* und *Crocus*. Sonderabdruck aus dem Jahresbericht des k. k. Erzherzog Rainer-Gymnasiums in Wien 1902.

Farmer, J. B. I. On the Mechanism which is concerned in effecting the opening and closing of Tulip flowers. The new Phytologist March 19th 1902.

Fitting. I. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken (Vorl. Mitteilung). (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 20, 1902.) — II. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, Heft 4).

Fischer, Alfred. I. Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegung der Blätter. Botan. Zeitg. 48, 1890, No. 42 (vgl. auch die dort zitierte Literatur).

Hegler. I. Über den Einfluß des mechanischen Zugs auf das Wachstum der Pflanze. Beitr. zur Biologie d. Pflanzen, herausgeg. von Dr. Ferd. Cohn, Bd. VI, Heft 3.

Haberlandt, G. I. Zur Statolithentheorie des Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1902).

Jost, L. I. Über die periodischen Bewegungen der Blätter von *Mimosa pudica* im dunkeln Raume (Botan. Zeitg. 1897). — II. Beiträge zur Kenntnis der nyktitropischen Bewegungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898). — III. Besprechung der Arbeit von E. Pantanelli „Studi d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori di Robinia Pseudacacia e Porlieria hygrometrica". Bot. Ztg., No. 8, 1901.

Oltmanns, F. I. Über das Öffnen und Schließen der Blüten. Bot. Ztg. 1895.

Pantanelli, E. I. Studi d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori di Robinia pseudacacia e Porlieria hygrometrica. Modena 1901. Estr dagli Atti della società dei naturalisti e matematici di Modena, Ser. 4, Bd. 2.

Paoletti, G. I. Sui movimenti delle foglie nella Porlieria hygrometrica R. e P. Nuovo Giornale Botanico Italiano 1892, p. 82 und 83.

Pfeffer, W. I. Physiologische Untersuchungen (Leipzig 1873). — II. Die periodischen Bewegungen der Blattorgane (Leipzig 1875). — III. Pflanzenphysiologie, 1. Auflage, 1881.

Schilling, A. J. I. Der Einfluß von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blattgelenke von *Mimosa pudica.* Jenaer Zeitschrift f. Naturwiss. Neue Folge, Bd. 22, 1895.

Schwendener, S. I. Gesammelte botanische Mitteilungen, II. Bd. L. Gelenkpolster. Berlin 1898.

Stahl, E. I. Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Ztg. 1897, Heft 5/6.

Vöchting, H. I. Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882.

Wiesner, J. I. Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wissensch., Wien, Mathem. Naturwiss. Klasse 1902, 106, Abt. I.

Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen.

Von

Ernst Küster.

Mit 4 Textfiguren.

Der nachfolgende Bericht über eine große Reihe experimenteller Untersuchungen bezieht sich auf die Erscheinungen der Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen verschiedener Art. Von den vielen Faktoren, welche auf die genannten Vorgänge von Einfluß sind, sollen in der vorliegenden Mitteilung nur zwei näher behandelt werden, die — wie scheint — bisher wenig oder garnicht bei den einschlägigen Forschungen in Betracht gezogen worden sind. Im ersten Abschnitt wollen wir an einigen Objekten den Einfluß des Sauerstoffs auf die Wurzelbildung verschiedener Pflanzen prüfen; im zweiten soll untersucht werden, ob und inwieweit durch Zentrifugieren die Organbildung von Stecklingen sich beeinflussen läßt.

I. Einfluß des Sauerstoffs.

Die Bedingungen, unter welchen Stecklinge beliebiger Pflanzen oder intakte Individuen neue Wurzeln bilden und vorhandene Wurzelanlagen zur Entfaltung bringen, sind schon wiederholt geprüft worden und sind verhältnismäßig gut bekannt. Die praktischen Erfahrungen der Pflanzenzüchter wie die Versuche im Laboratorium haben ergeben, daß reicher Wassergehalt der Zellen Wurzelbildung und Wurzelwachstum sehr fördern: Aufenthalt im feuchten Raume oder Benetzung mit Wasser garantiert bei den Stecklingen sehr vieler Pflanzen beschleunigte Bewurzelung. Zweitens wissen wir — besonders aus den Untersuchungen von Vöchting[1]) —,

---

1) Über Organbildung im Pflanzenreich, I. Bonn 1878.

daß bei der Wurzelbildung von Stecklingen neben den äußeren Bedingungen, die den Versuchspflanzen geboten werden, noch andere, uns nicht näher bekannte „innere" Faktoren wirksam sind, welche, wie bekannt, die Bewurzelung des basalen Stecklingpoles fördern, sodaß an diesem — gleiche äußere Bedingungen vorausgesetzt — Wurzelbildung und Wurzelwachstum viel früher und viel intensiver sich betätigen als am apikalen Pol. Wenn auf alle Teile eines Stecklings für die Wurzelbildung gleich günstige äußere Bedingungen einwirken (Aufenthalt in feuchter Luft), so findet sich gleichwohl die (für die Wurzelbildung) optimale Kombination aller wirksamen Faktoren nur am basalen Pol verwirklicht.

Die gleiche „Polarität", welche gewisse Vorgänge der Organbildung beherrscht, spricht sich nun auch in der Bildung gewisser abnormaler Gewebe aus. An Stecklingen von *Populus pyramidalis* bildet sich bekanntlich — günstige äußere Bedingungen vorausgesetzt — an beiden Schnittflächen ein üppiger Kalluswulst; aber auch dann, wenn die für die Kallusbildung in Betracht kommenden äußeren Faktoren an der oberen und unteren Schnittfläche die gleichen sind, fällt die Kallusbildung an den beiden Polen ungleich üppig aus und erscheint am basalen Pol merklich gefördert[1]). Stellen wir aber unsere Stecklinge in Wasser, derart, daß der basale Pol benetzt ist, und der obere sich in feuchter Luft befindet, so kommt die soeben geschilderte „Polarität" nicht mehr zum Ausdruck: an dem in feuchter Luft befindlichen apikalen Pol der Sproßstücke wird die Kallusbildung dermaßen gefördert, daß die Gewebsneubildung am basalen Pol weit hinter den apikalen Proliferationen zurückbleibt. Es ist in hohem Maße wahrscheinlich, daß das Wachstum der Kallusgewebe im zweiten Fall durch den Sauerstoffzutritt am apikalen Pol so stark gefördert wurde.

Nachdem sich hat zeigen lassen, daß bei pathologischen Gewebsbildungen verschiedener Art — bei den Lenticellen- und Rindenwucherungen vieler Pflanzen[2]) — die Berührung mit Luft einen der wichtigsten wirksamen Faktoren darstellt, nachdem sich ferner gezeigt hat, daß bei der Kallusbildung von *Populus* u. a. die der Sauerstoffwirkung ausgesetzten Teile der Stecklinge so weit im Vorteil sind, daß selbst die durch (nicht näher bekannte) innere

1) Küster, Pathologische Pflanzenanatomie 1903, p. 168 ff. — Daselbst weitere Literaturangaben.

2) Küster, a. a. O., p. 78.

Bedingungen bevorzugte Stelle (der basale Pol des Sproßstücks) hinter ihnen zurückbleibt, — liegt die Frage nahe, ob auch auf die Organbildung der Stecklinge der Einfluß des Sauerstoffs unter Umständen so groß zu werden vermag, daß deren „Polarität" nicht mehr in der typischen Weise zum Ausdruck kommen kann.

Ich ließ mich bei meinen Untersuchungen von früheren Erfahrungen leiten und begann meine Versuche mit Stecklingen von *Ribes aureum.*

Sproßstecklinge vom Gold-*Ribes* sind für den Pflanzenpathologen interessant durch die Leichtigkeit, mit der sie sich im Experiment zu sehr umfangreichen hyperhydrischen Gewebsschwellungen bringen lassen: die Parenchymelemente der Rinde vergrößern sich außerordentlich stark durch Wachstum in radialer Richtung, bringen die Korkschicht zum Sprengen und lassen ein weißflockiges Gewebe hervortreten[1]). Wie ich gezeigt habe, entstehen die „Rindenwucherungen" der Gold-Johannisbeere in feuchter Luft, niemals unter Wasser; die Gegenwart von Sauerstoff gehört zu den wichtigsten Vorbedingungen für diese Gewebsschwellung. Selbst an denjenigen Stücken, an welchen auch an den benetzten Stellen hypertrophische Gewebsveränderungen der Lenticellen eintreten, bleibt der Unterschied zwischen emersen und submersen Teilen der Stecklinge äußerst sinnfällig (vgl. die Abbild. a. a. O.).

Da sich die Gold-*Ribes*-Zweige hinsichtlich ihrer Gewebebildung als hochgradig empfindlich erweisen für Sauerstoffmangel und Sauerstoffzufuhr, prüfte ich, ob auch die Organbildung der Stecklinge von den gleichen Faktoren beeinflußt wird.

Einige *Ribes*-Stecklinge wurden in Wasser gestellt und in meinem Arbeitszimmer an ein Nordfenster gebracht. Die Knospen der Stecklinge trieben bald aus, — sehr früh und lebhaft vor allem die Endknospen, die bei *Ribes aureum* durch besondere Größe gekennzeichnet sind. Erst sehr viel später — erst vier bis sechs Wochen nach Beginn meiner Versuche — treten am basalen Pol — also im Wasser — die ersten Wurzeln auf.

Ganz anders verhielten sich die Stecklinge, welche im Gewächshaus bei höherer Temperatur gehalten wurden, und die sich mit ihren emersen Teilen in sehr feuchter Luft befanden. An einigen von ihnen platzte die Rinde auf, und die emersen Teile zeigten die bekannten weißen Wucherungen. An diesen bloßgelegten Stellen

---

1) Abbildg. in Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1904, Bd. XXII, Taf. XI, Fig. 1.

oder an den noch von Kork und Rinde bedeckten Orten entstanden weiterhin normale Wurzeln, die mehrere (bis 10) Millimeter Länge erreichten, dann aber umkamen. Einige der Wurzeln standen in nächster Nähe der (oberen) Schnittfläche des Stecklings, doch war der emerse Teil der Sproßstücke von oben bis unten überall in gleicher Weise zur Wurzelbildung befähigt. — An andern Stecklingen bildeten sich die Wurzeln schon vor der Wucherung der Rindengewebe. Schon 8—10 Tage nach Beginn der Versuche traten normale Wurzeln am apikalen Pol der Stecklinge hervor[1]). Dabei fiel es mir auf, daß die ersten Wurzeln oft unmittelbar an der Schnittfläche entstanden. Auch die später gebildeten standen alle in nur geringem Abstand von dem oberen Ende des Stecklings, sodaß alle Wurzeln auf einer sehr kurzen Strecke (1—2 cm) am oberen Pol zusammengedrängt waren[2]). In allen Fällen kamen an den submersen Teilen der Stecklinge, solange diese noch unter Beobachtung blieben, keine Wurzeln zur Ausbildung; die Wurzelbildung blieb also beschränkt auf den apikalen Pol. Das Austreiben der Knospen erfuhr durch die Versuchsanstellung keine nennenswerte Modifikation: die oberste Knospe trieb zuerst aus, sodaß an dem nämlichen Ende des Stecklings Wurzeln und neue Triebe sich vereinigt fanden.

Daß die hier geschilderten Vorgänge der Organbildung, die mit den typischen Äußerungen der „Polarität" nicht im Einklang stehen, verursacht worden sind durch Sauerstoffzufuhr und Sauerstoffmangel, scheint mir nicht zweifelhaft zu sein. Dafür spricht auch die so oft beobachtete Lokalisation der Wurzelbildung auf die äußerste Spitze der Stecklinge: an dieser war, wie ich annehme, die Durchlüftung der Gewebe die beste, da von der Schnittfläche aus Luft eindringen konnte. Daß in unmittelbarster Nähe der Schnittfläche die Wurzelbildung, wie gesagt, oft am stärksten gefördert erschien, stimmt mit einigen Beobachtungen über Lenticellenwucherungen überein, die zuweilen in unmittelbarer Nachbarschaft der Schnittfläche einen deutlichen Vorsprung in ihrer Entwicklung erkennen lassen[3]). An den von mir studierten Stecklingen, welche starke Rindenwucherungen entwickelten, blieb die Wurzel-

---

1) Welche Bedingungen für die geschilderten Unterschiede im Verhalten der Stecklinge verantwortlich zu machen sind (Unterschiede im Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft?), vermag ich nicht näher anzugeben.

2) Vgl. a. a. O. Taf. XI, Fig. 2.

3) Vgl. Pathologische Pflanzenanatomie, p. 79.

bildung nicht auf kurze Strecken beschränkt, — bei ihnen wurde, durch die Sprengung der Hautgewebe, überall an den emersen Teilen des Stecklings hinreichende Durchlüftung erreicht.

Wenn ich es hiernach für wahrscheinlich halte, daß die Durchlüftung der Gewebe von der Schnittfläche oder den durch die Rindenwucherungen entstandenen Wunden aus die Wurzelbildung befördert, so ist anderseits leicht zu zeigen, daß die Einwirkung feuchter Luft an sich schon genügt, um in ansehnlichen Entfernungen von Schnitt- oder anderen Wunden Wurzelbildung hervorzurufen, und daß Kork und Lenticellen schon das erforderliche Maß der Durchlüftung zustande kommen lassen können. Ich verpackte Stecklinge von Gold-*Ribes* in ihrer Mitte mit Watte und zog an derselben Stelle einen durchbohrten Kork über sie, der sie im Gewächshaus auf einem Wasserbecken schwimmend erhielt. Nach mehreren Wochen trat Wurzelbildung ein: an den submersen Teilen blieben die Wurzeln aus, hier störte das Wasser und der Mangel an Luft, überdies auch wohl die kühle Temperatur des Wassers[1]); an den obersten Teilen konnte keine Wurzelbildung eintreten, weil die Luft nicht hinreichend feucht war. Nur an den unmittelbar unter dem lockeren Watteverband liegenden Stellen und über diesem in seiner nächsten Nachbarschaft waren kurze Wurzeln entstanden; nur hier war also die umgebende Luft feucht genug, um Wurzelbildung zuzulassen. Der Versuch zeigt, daß es gelingt, beliebige Stellen des Stecklings zur Wurzelbildung anzuregen, und daß ferner die von gröblichen Verwundungen ausgehende schnelle Gewebsdurchlüftung keine conditio sine qua non für die Wurzelbildung darstellt.

Meine Bemühungen, die am apikalen Pol der Stecklinge entstandenen Wurzeln zu ergiebigem Wachstum zu bringen, sind bisher erfolglos geblieben. Die in feuchter Luft entstandenen apikalen Wurzeln halten sich in dieser nur kurze Zeit — bestenfalls 8—10 Tage — und gehen dann zugrunde. Bei einigen oben bewurzelten Stecklingen, die ich in inverser Stellung in lockeren, gut durchlüfteten Sand pflanzte, ließ sich wohl ihre Lebensdauer einigermaßen verlängern, aber kein ergiebiges Wachstum anregen.

— —

Was bei *Ribes* gelingt, ist vielleicht auch bei Stecklingen anderer Gewächse erreichbar. Als meine nächste Aufgabe betrachtete

1) Aus Gründen, die sich beim weiteren Verlauf meiner Untersuchungen als belanglos erwiesen, benutzte ich ein Becken mit fließendem, kaltem Leitungswasser.

ich es, Stecklinge verschiedener *Salix*-Arten und den Einfluß des Sauerstoffs auf ihre Organbildung zu untersuchen.

Daß Weidenstecklinge, die mit ihren basalen Polen im Wasser stehen, an diesem unbewurzelt bleiben und lediglich an dem von feuchter Luft umgebenen apikalen Pol Wurzeln entwickeln würden, war nicht zu erwarten; der wurzelfördernde Einfluß des Wassers auf Weidenstecklinge ist bekannt genug. Klebs[1]) hat sogar gezeigt, daß bei *Salix vitellina* an allen beliebigen Stellen der Zweige sich Wurzelbildung hervorrufen läßt, wenn man für genügende Durchtränkung der Rinde mit Wasser sorgt. Auch an Stecklingen von *Salix pentandra* gelang es, die Wurzelbildung am apikalen Pol zu fördern, wenn die Korkschicht der Zweigstücke entfernt und die Zweige mit den entblößten apikalen Enden in Wasser gebracht werden. Anscheinend wird erst durch die Entfernung des Korkes ein hinreichend hoher Grad der Wasserdurchtränkung möglich, denn bei den mit ihrem normalen Stengelkork ausgestatteten Stecklingen von *S. pentandra* genügte die Benetzung mit Wasser noch nicht, um — entgegen der Polaritätsregel — Wurzelbildung am apikalen Pol oder an beliebigen Stellen der Zweigstücke hervorzurufen.

Wenn Klebs[2]) gezeigt hat, „daß eine reichliche Wasserzufuhr als auslösender Reiz der Wurzelentfaltung und -bildung bei den Weiden wirkt", so schließt das nicht aus, daß auch durch andere Faktoren ähnliche Erscheinungen an Weidenstecklingen derselben Art hervorzurufen sein können, wie bei Klebs' Versuchen durch Wasserzufuhr. Nach meinen Versuchen mit *Ribes* prüfte ich Stecklinge von *Salix pentandra* und *S. vitellina* auf ihre Empfindlichkeit dem Sauerstoff gegenüber.

Zahlreiche Zweigstücke von verschiedenem Alter und ungleicher Stärke wurden im Warmhaus in Wasser gestellt, derart, daß sie am basalen Ende — etwa bis zur Mitte hinauf — benetzt waren; die oberen Enden befanden sich in dampfgesättigter Luft. In der Höhe des Wasserspiegels waren die Stecklinge mit Watte umbunden; ich hoffte, auf diese Weise an der obersten benetzten Zone der Stecklinge die Sauerstoffzufuhr zu erleichtern und am untersten Teil der emersen Zweigabschnitte unter dem Wattebelag einen ganz besonders wasserdampfreichen Raum zustande zu bringen. Die ersten Veränderungen, die sich an den Stecklingen wahrnehmen

---

1) Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903, p. 101 ff.

2) Klebs, a. a. O., p. 106

ließen, bestanden in kräftigen Lenticellenwucherungen. Besonders reichlich und üppig erscheinen sie an stärkeren Zweigen von *Salix vitellina*. — Für uns ist von besonderem Interesse, daß an mehrjährigen Zweigen von *S. pentandra* sich die Wucherungen nicht an allen Teilen des Zweigstückes gleich schnell und üppig bilden, sondern am frühesten und am reichlichsten in der Zone des Wasserspiegels. An den Stellen, an welchen dem Steckling Wasser und Luft zur Verfügung stehen, sind anscheinend die optimalen Bedingungen für die Bildung der Lenticellenwucherungen verwirklicht. Später treten gleiche Wucherungen auch weiter oben und namentlich auch weiter unten auf. Nach einigen weiteren Tagen erscheinen die ersten Wurzeln: sie bilden sich etwa in der Höhe des Wasserspiegels, die nächstfolgenden, die 24 oder 48 Stunden nach dem Hervorbrechen der ersten sichtbar werden, erscheinen weiter unten, und so bewurzelt sich der Steckling mehr und mehr, indem die Wurzelbildung in basipetaler Richtung regelmäßig fortschreitet.

Bei *Salix vitellina* kam ich zu ähnlichen Resultaten. Einjährige und zweijährige Zweigstücke wurden bei Warmhaustemperatur in gleicher Weise vorbehandelt und in Wasser gestellt. Die jungen, schwachen Reiser zeigten Wurzelbildung zuerst in der Höhe des Wasserspiegels; es folgten weitere Wurzeln in basipetaler Richtung. An den älteren Zweigen von *S. vitellina* war der Ausschlag anderer Art; hier folgte die Wurzelbildung mehr den Regeln der Polarität.

Es scheint mir nicht zweifelhaft, daß die Bevorzugung der oberen, dem Wasserspiegel genäherten Teile unserer Stecklinge zurückzuführen ist auf die Einwirkung der Luft, des Sauerstoffs. Fraglich muß zunächst noch bleiben, ob der Gehalt des Wassers an gelöstem Sauerstoff, der in den obersten Schichten des Wassers am reichlichsten vorhanden sein dürfte, bei unsern Versuchen den Ausschlag gab, oder ob vielmehr die Durchlüftung von oben — von der Schnittfläche und namentlich von den Lenticellenwucherungen her — die Wurzelbildung an den oberen Teilen der submersen Sproßabschnitte so lebhaft förderte. Für den an zweiter Stelle genannten Erklärungsversuch scheint mancherlei zu sprechen.

Wenigstens beiläufig möchte ich an dieser Stelle einiger abnormaler Gewebebildungen Erwähnung tun, die einiges Interesse verdienen.

Werden kräftige Zweigstücke bei hoher Temperatur in Wasser gestellt, so bilden sich schon nach wenigen Tagen an den alten Blattnarben dicke Geschwülste, welche aufbrechen und ein weißes Gewebe vorquellen lassen. Die histologischen Charaktere des Gewebes zeigen nichts besonderes und kennzeichnen die Neubildung als „Rinden-

wucherung". Interessant ist, daß diese Wucherungen nur an den Insertionsstellen der längst abgefallenen Blätter, also an den vernarbten „physiologischen Wunden" sich bilden, die der herbstliche Laubfall mit sich bringt. Auch von andern Pflanzen her ist mir die Erscheinung wohlbekannt, daß die alten Blattnarben bei der Bildung abnormaler Gewebe bevorzugt sind. Die ersten Beobachtungen hierüber hat meines Wissens Tittmann angestellt[1]; die von ihm geprüften Pappelstecklinge besaßen zum Teil seitliche Narben, „welche junge abgestorbene Zweige bei ihrem Abfallen von der Hauptachse hinterlassen hatten. Die Vernarbung hatte durch Bildung einer Korkkappe stattgefunden. Unter dieser trat im feuchten Raum ebenfalls eine kallöse Wucherung ein, durch welche sie wie ein Deckel aufgehoben wurde. Die vernarbte Wunde verhielt sich in ihrer Produktion also genau so wie eine frische, unvernarbte. Die Folgen der Verwundung lassen also Bedingungen fortbestehen, welche erst späterhin noch Kallusbildung ermöglichen". — An unsern Weidenstecklingen traten die geschilderten Narbenwucherungen besonders üppig an den Teilen der Zweigstücke auf, die sich unmittelbar an der Wasseroberfläche befanden und somit gleichzeitig unter der Einwirkung des nassen Elements und des Sauerstoffes standen. Es wäre möglich, daß die Korkbedeckung an den Narbenstellen den Einfluß der äußeren Bedingungen gut zur Geltung kommen ließe, — schneller und stärker als an den übrigen Stellen. Wie wir sogleich sehen werden, sind auf allen übrigen Stellen der Stengeloberfläche, — auch den, welche mit den Wundstellen nichts zu tun haben und von typischem Stengelkork überzogen sind, zur Bildung von hyperhydrischen Geweben befähigt. Es liegt hiernach die Vermutung nahe, daß auch bei den von Tittmann beobachteten „kallösen Wucherungen" es sich wenigstens in den ersten Phasen der abnormalen Gewebsbildung um hyperhydrische Gewebe gehandelt habe (die nur oder ganz vorwiegend durch Zellenwachstum ohne Zellenteilung zustande kommen), und durch sie eine Sprengung der Korkhülle herbeigeführt worden sei, wie in den an *Salix pentandra* beobachteten Fällen.

Zweitens sind die Intumeszenzen zu erwähnen[2]), die an den emersen, in feuchter Luft befindlichen Teilen der Stecklinge hervorbrechen. Man sieht, daß schon nach acht Tagen etwa hier und da der Stengelkork beulenartig sich vorwölbt und später aufbricht. Es entstehen eng umgrenzte Gewebewucherungen (1—3 mm Durchmesser) von geringer Höhe, die in ihrem anatomischen Bau die für die Intumeszenzen charakteristischen, oft beschriebenen Kennzeichen aufweisen. Sie beweisen uns, daß alle Teile der Stengeloberfläche zur Bildung hyperhydrischer Gewebe befähigt sind: allerdings unterscheiden sich die an den vernarbten Wundstellen entstandenen dadurch von den soeben genannten Intumeszenzen, daß jene an unsern Stecklingen[3]) vorzugsweise an den benetzten Teilen, diese ausschließlich an den emersen Teilen beobachtet wurden. — Die üblichen Lenticellenwucherungen ließen sich, wie ich noch nachtragen möchte, bei *Salix pentandra* sowohl an den benetzten, wie an den trocknen Teilen sehr reichlich und üppig beobachten.

1) Tittmann, Physiologische Untersuchungen über Kallusbildung an Stecklingen holziger Gewächse. Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, Bd. XXVII, p. 171.

2) Vgl. Pathologische Pflanzenanatomie, p. 83 ff.

3) Nicht in allen Fällen scheint den Beziehungen der hyperhydrischen Gewebe in feuchter Luft oder zu Wasser spezifische Bedeutung zuzukommen. Olufsen (Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffelknollen. Beih. z. Botan. Zentralbl. 1903, Bd. XV, p. 269) beobachtete Lenticellenwucherungen an Kartoffelknollen auch bei Benetzung ihrer Oberfläche mit Wasser; an den von mir studierten Rassen (a. a. O., p. 78) traten die Wucherungen nur in feuchter Luft, nie an den benetzten Teilen auf.

Eine nähere experimentelle Untersuchung der geschilderten Gewebsbildungen wurde nicht vorgenommen. — Bei *Salix vitellina* vermißte ich sowohl die Narbenwucherungen als auch die Intumeszenzen.

II. Einfluß des Zentrifugierens.

Bei meinen Versuchen, durch Zentrifugieren die Organbildung zu beeinflussen, kamen verschiedene Methoden zur Anwendung, von welchen ich hier nur eine schildern will. Das Verfahren, das mir bei der Mehrzahl meiner Versuche diente, war folgendes:

In Kliniken, physiologischen Instituten usw. werden bei Harnuntersuchungen und dergl. vielfach kleine, spiralgängige Zentrifugen benutzt, bei welchen die mit Harn usw. gefüllten Röhrchen in Aluminiumhülsen gesteckt werden. Wird die Zentrifuge in Betrieb gesetzt, so spreizen sich die Aluminiumhülsen horizontal ab und kreisen mit beträchtlicher Geschwindigkeit in einer horizontalen Ebene.

Bei der Mehrzahl der Objekte, die ich im nachfolgenden zu schildern habe, verfuhr ich derart, daß die Stengelstücke, Wurzelstecklinge usf. direkt in die Aluminiumhülsen verbracht wurden, in einigen andern Fällen mußten die Objekte erst auf steifen, widerstandsfähigen Unterlagen — auf schmalen Holzleisten oder dergl. — befestigt werden, bevor sie in die Hülsen eingelassen werden konnten.

Meine Versuche wurden mit den verschiedensten Objekten und zu verschiedenen Jahreszeiten — während der letzten beiden Semester — angestellt. Die Resultate sind gleichwohl nur spärlich. Ich darf mich daher darauf beschränken, einige meiner Versuchsserien kurz zu schildern; etwas eingehender sollen nur die an *Salix*-Zweigen gesammelten Erfahrungen besprochen werden.

Wir werden uns vor allem die Fragen vorlegen, ob überhaupt durch Zentrifugieren die Organbildung sich merklich beeinflussen läßt; ferner — ob ein Unterschied erkennbar ist zwischen Objekten, auf welche die Fliehkraft in akropetaler oder basipetaler Richtung eingewirkt hat, und ob eine Nachwirkung der Zentrifugenbehandlung sich konstatieren läßt. Wir wollen versuchen, wenigstens einige kleine Beiträge zur Beantwortung dieser und einiger anderer Fragen hier zu liefern.

a) Stecklinge von *Coleus*.

Einige Stengelstücke von *Coleus* (Länge 9—11 cm) wurden ihrer Blätter und der allzu langen Seitensprosse beraubt und zum

Zweck des Zentrifugierens in den Aluminiumhülsen untergebracht. Je zwei Sproßstücke wurden akropetal und basipetal zentrifugiert, weitere Exemplare ohne Zentrifugenbehandlung ins Wasser gestellt und sich selbst überlassen. Sowohl die akropetal als auch die basipetal zentrifugierten Stücke wurden ebenso wie die Kontrollexemplare mit ihrem Basalende in Wasser gestellt. — Die Zentrifuge wurde täglich zweimal je zwei Minuten gedreht; in der Minute machte die Zentrifuge über 1500 Umdrehungen.

Bekanntlich lassen sich *Coleus*-Pflanzen sehr leicht durch Stecklinge vermehren: Sproßstücke, in feuchten Sand oder Wasser gestellt, bewurzeln sich außerordentlich schnell. Dementsprechend sah ich am benetzten Basalpol einiger Stecklinge schon zweimal 24 Stunden nach Beginn der Versuchsanstellung Wurzeln hervorbrechen — allerdings nur an den beiden nicht zentrifugierten Individuen. Die ersten Wurzeln entstanden an den Kanten der Stengel, im Lauf der folgenden Tage brachen an beliebigen Stellen noch weitere Wurzeln hervor, meist in allernächster Nähe der Wundfläche. Am 10. Tage zählte ich 10—12 Wurzeln, deren längste schon mehrere Zentimeter maßen. Die zentrifugierten Objekte bewurzelten sich erst eine Woche später als die andern; erst am 10. Versuchstage entdeckte ich an den Wurzelpolen der Stengelstücke einige sehr kleine Würzelchen[1]). Es besteht kein Zweifel, daß die Wurzelbildung der *Coleus*-Stecklinge durch das Zentrifugieren stark verzögert worden ist.

Das Zentrifugieren wurde nach Bewurzelung aller Stücke eingestellt und an allen das basale Ende um etwa 1 cm zurück-

---

1) Die akropetal und basipetal zentrifugierten Objekte verhielten sich dabei nicht völlig gleich: bei den basipetal zentrifugierten war die Wurzelbildung noch erheblich schwächer als bei den andern und am 10. Versuchstage nur bei Lupenuntersuchung nachweisbar. Daß dabei die unterschiedliche Richtung, in der die Zentrifugenkraft auf unsere Objekte gewirkt hat, entscheidend sei, halte ich für wenig wahrscheinlich; vielmehr glaube ich, daß bei den basipetal zentrifugierten die Schädigung des Wurzelpoles und der basalen Wundfläche besonders groß gewesen ist, da das ganze Gewicht des Sproßstückes während des Zentrifugierens auf eben jenem wurzelbildenden Ende lastete, mit dem es direkt auf den Boden der Aluminiumhülse aufstieß. Das Gewebe des Stengels war auch an seinem unteren Ende ein wenig verfärbt und zum Teil abgestorben. — Daß anderseits nicht diesen Quetsch- und Stoßwirkungen ausschließlich die Verzögerung der Wurzelbildung zuzuschreiben ist, lehrt der Vergleich mit den akropetal zentrifugierten Stücken, deren Wurzelpole in den Aluminiumhülsen beim Zentrifugieren dem Zentrum des von den Stecklingen beschriebenen Kreises zugewandt waren und daher ganz unbeschädigt bleiben mußten.

geschnitten. Die neue Wurzelbildung trat bei allen Exemplaren ungefähr gleichzeitig ein; zwischen den akro- und den basipetal zentrifugierten ließ sich keinerlei unterschiedliche Nachwirkung des Zentrifugierens erkennen.

b) Wurzelstecklinge von *Scorzonera hispanica* und *Taraxacum officinale*.

Wurzelstücke von verschiedener Länge wurden in gleicher Weise wie die früher geschilderten Objekte zentrifugiert — täglich zweimal je zwei Minuten. Während die nicht zentrifugierten Stücke schon nach wenigen Tagen hier und da frische Wurzeln trieben, blieben diese an den zentrifugierten aus. Nach einer Woche wurde das Zentrifugieren eingestellt.

Eine Nachwirkung des Zentrifugierens machte sich daran erkennbar, daß die Sprosse, die im Laufe der nächstfolgenden Woche hervorbrachen, an den zentrifugierten Objekten erheblich schwächer ausfielen als an den nicht zentrifugierten.

Versuche mit Wurzelstecklingen von *Taraxacum* lehrten nichts neues. Die Stücke wurden so lange zentrifugiert, bis Sproßbildung an den basalen (d. h. dem Wurzelhals zugewandten) Polen der Stecklinge eintrat. Bei den zentrifugierten Exemplaren erfolgte die Sproßbildung erheblich später als bei den nichtzentrifugierten und fiel nicht so kräftig aus wie bei diesen.

c) Zweigstücke von *Salix*.

Von den verschiedenen Weidenarten, auf die sich die nachfolgenden Mitteilungen beziehen, lieferte *Salix vitellina* die auffälligsten Resultate; sie mag daher an erster Stelle zur Besprechung kommen.

Zur Untersuchung kam bei einer meiner ersten Versuchsserien mit der genannten Spezies eine beschränkte Anzahl (12) von einjährigen Zweigstücken, die sich bequem — in zwei Gruppen verteilt — in den beiden Aluminiumhülsen unterbringen ließen. Die Länge der Versuchsobjekte betrug etwa 11 cm; bevorzugt wurden Zweigstücke mit dicht gestellten Knospen, sodaß jedes Stück etwa 7—12 Knospen aufzuweisen hatte.

Der Versuch wurde nun derart angestellt, daß die Hälfte der Zweigstücke zum Zweck des Zentrifugierens in normaler Stellung, d. h. mit dem Sproßpol nach oben, mit dem Wurzelpol nach unten

gewandt, in die eine der Aluminiumhülsen gebracht wurde, — die zweite Gruppe der Objekte in inverser Stellung, d. h. mit dem Wurzelpol nach oben, in der andern Hülse ihren Platz fand. Während des Betriebs der Zentrifuge spreizen sich die in der Ruhelage senkrecht herabhängenden Aluminiumhülsen horizontal ab, und es leuchtet ein, daß die in normaler Stellung eingebrachten Zweigstücke basipetal, die invers hineingestellten dagegen akropetal zentrifugiert werden. Es wird sich also Gelegenheit bieten, die Wirkung des Zentrifugierens an zwei verschieden behandelten Zweigbündeln zu vergleichen.

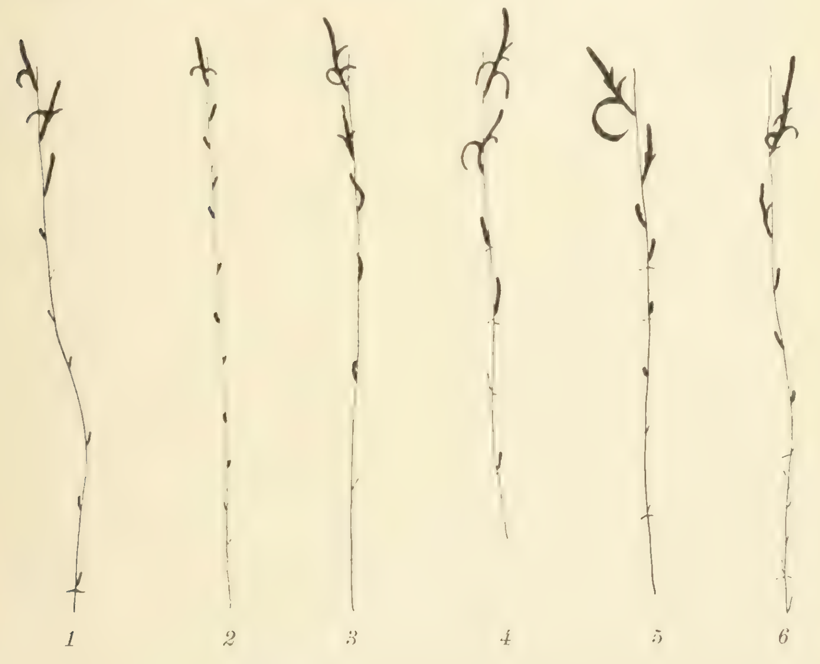
Die Objekte wurden täglich zweimal je fünf Minuten in der angegebenen Weise zentrifugiert, die übrige Zeit verblieben sie auf einer Schale oder einem Teller unter einer Glasglocke im feuchten Raum in horizontaler Lage, sodaß das gelegentlich aufgeschüttete Wasser an allen Teilen der Zweige gleichmäßig einwirken konnte. — Die Zentrifuge machte in der Minute über 1500 Umdrehungen, wie in den früher geschilderten Versuchen.

Obwohl die Objekte — abgesehen von den zehn Minuten der Zentrifugenbehandlung — im Warmhaus belassen wurden, entwickelten sie sich nur langsam; erst nach Ablauf der ersten Woche schickten sich einige Knospen zum Entfalten an. Der Versuch, den ich der nachfolgenden Schilderung zugrunde lege, begann am 2. Januar 1904; am 17. Januar zeigten sich folgende Veränderungen:

Die Wurzelbildung war im allgemeinen recht schwach geblieben, die Entfaltung der Seitensprosse verhältnismäßig energisch vor sich gegangen. Besonders auffallend waren an den basipetal zentrifugierten Objekten die langen, frischgrünen, blätterreichen Triebe: die äußersten Blätter hatten sich zurückgespreizt, die inneren waren zu einer spitzen, bis 2 cm langen Knospe vereinigt. Auch die zweite Knospe ist gut entfaltet und bei den meisten Zweigstücken treiben auch bereits die dritte und vierte Knospe aus; in allen Fällen aber hat die oberste einen deutlichen Vorsprung in der Entwicklung und der Grad der Entfaltung der nach unten folgenden Knospen nimmt von einer zur andern mit fast schematischer Deutlichkeit ab. Die untersten Knospen sind noch durchweg unverändert, die Wurzelbildung äußerst spärlich.

Um die genannten Veränderungen meiner Objekte zu veranschaulichen, bediene ich mich der primitiven Schemazeichnungen von Fig. 1 und 2. Die Achsen der Zweigstücke sind durch verti-

kale Linien angedeutet, die den Zweigstücken ansitzenden Knospen sind durch kurze oder lange, dicke oder dünne, nach oben divergierende Seitenstriche wiedergegeben und veranschaulichen durch ihre Länge den Grad der Entfaltung, den die Knospen bereits erreicht haben; bei den durch dünne Striche angedeuteten Knospen sind überhaupt noch keine Anzeichen der Entfaltung erkennbar. An den obersten Knospen sind auch die zurückgerollten Laubblätter angedeutet. Die Wurzeln endlich sind durch kurze horizontale Striche wiedergegeben; sie treten fast immer paarweise in der nächsten Nachbarschaft der Knospen auf.

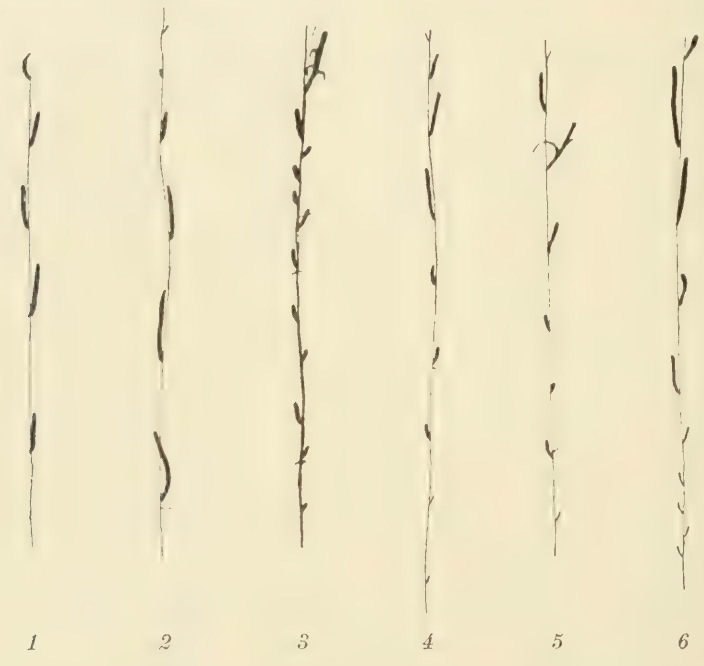


Figur 1.
Basipetal zentrifugierte Stecklinge von *Salix vitellina*. — Schema.

Die individuellen Verschiedenheiten, die an den sechs Zweigstücken erkennbar werden, erklären sich durch die Schemazeichnung von selbst.

Von Interesse ist der Vergleich der ersten Figur mit der nächstfolgenden, welche sechs akropetal zentrifugierte Zweigstücke veranschaulichen soll. Wir erkennen, daß an vier Trieben die oberste Knospe nicht ausgetrieben ist: sie befindet sich zwar an allen Zweigstücken anscheinend in gutem, lebensfähigem Zustand,

aber sie hat sich nicht geöffnet. Nur an zwei Exemplaren (1 und 6) hat die oberste Knospe sich entfaltet, die aus den obersten Knospen bei 1 und 6 entstandenen Sprosse sind aber keineswegs die üppigsten und längsten der betreffenden Zweigstücke, bei 6 sehen wir deutlich, daß die zweitoberste Knospe einen sehr viel üppiger entfalteten Sproß geliefert hat. Während bei den zuerst geschilderten, basipetal zentrifugierten Zweigstücken stets die obersten Knospen in ihrer Entwicklung einen Vorsprung vor den übrigen erkennen ließen, erscheint bei den akropetal zentrifugierten Stücken



Figur 2.
Akropetal zentrifugierte Stecklinge von *Salix vitellina*. — Schema.

die Stelle des Zweiges, an welchem optimale Bedingungen für die Achselsproßentfaltung verwirklicht sind, nach unten (basipetal) verschoben. Bei 6 hat die (von oben gezählt) zweite Knospe den kräftigsten Trieb geliefert; Zweigstück 3, das ein besonders kräftiges Exemplar darstellt, hat alle Knospen außer der obersten zur Entwicklung gebracht, den stärksten Sproß lieferte auch hier die zweite Knospe. Sproßstück 5 verhält sich insofern abweichend, als bei ihm der stärkste Seitensproß noch ein Internodium tiefer liegt, ähnlich verhält sich No. 4; bei No. 1 sind der dritte und vierte

Sproß die kräftigsten. Schließlich finden wir im Zweigstück 2 insofern einen extremen Fall verwirklicht, als hier der unterste aller Triebe am kräftigsten sich entwickelt hat; die Sprosse, die aus den Achselknospen hervorgegangen sind, werden immer kleiner, je näher sie dem oberen Ende unseres Zweigstückes, seinem „Sproßpol", liegen. Am Wurzelpol sind also bei diesem Individuum die günstigsten Bedingungen für die Sproßentfaltung wirksam gewesen.

Die Schilderung der Wurzelbildung an den akropetal zentrifugierten Zweigstücken wird uns nicht lange aufhalten; auch bei dieser Serie von Versuchsobjekten ist die Wurzelbildung äußerst spärlich. Näheres ergibt sich aus der Figur.

Alles, was über die Sproßbildung der akropetal zentrifugierten Objekte zu sagen war, steht im Widerspruch mit den bekannten Erscheinungen, in welchen die von Vöchting und vielen andern Autoren eingehend studierte „Polarität" ihren normalen Ausdruck findet. Der Ort optimaler Bedingungen für die Sproßbildung erscheint an ihnen — wie gesagt — nach dem Wurzelpol zu verschoben; anderseits fällt uns aber auch auf, daß an den basipetal zentrifugierten Stücken die „Polarität" des Weidenstecklings womöglich noch drastischer zum Ausdruck kommt als an nichtzentrifugierten Stecklingen, insofern als bei jenen der Vorsprung der obersten Knospe besonders groß ist.

Bei einem Versuch, die geschilderten Befunde zu erklären, liegt es vielleicht am nächsten, an die bei den zwei Gruppen von Versuchsobjekten in verschiedener Richtung wirkende Fliehkraft zu denken und an die intrazellularen Veränderungen, die nach den Untersuchungen verschiedener Autoren[1]) durch die Zentrifugenbehandlung veranlaßt werden; bei den akropetal zentrifugierten Stücken werden alle spezifisch schwereren Anteile des Zelleninhalts nach dem apikalen Pol, die spezifisch leichteren nach dem basalen Pol der Zelle hin verlagert werden; bei den basipetal zentrifugierten erfolgen die Translokationen im entgegengesetzten Sinne. Es wäre vorstellbar, daß die Verlagerung der Inhaltskörper die Organbildung der Stecklinge in der geschilderten Weise beeinflußte. Mir scheint, daß eine einfachere Erklärung die treffende sein wird.

1) Literatur bei Andrews, Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1902, Bd. XXXVII, p. 1.

Wie die früher geschilderten Befunde gezeigt haben, wurden durch das Zentrifugieren die Prozesse der Organbildung gehemmt, verlangsamt. Es ist anzunehmen, daß die Hemmungen um so beträchtlicher werden, je größer die auf den Zellenleib wirkende Fliehkraft wird. Die Größe der Fliehkraft wächst aber mit dem Radius der von den zentrifugierten Objekten durchmessenen Kreisebene. Es ist nun leicht ersichtlich, daß bei Objekten von beträchtlicher Länge, wie unseren Weidenstecklingen, die Fliehkraft, die auf die Zellen des apikalen und basalen Poles einwirkt, sehr ungleich groß sein muß. Stellen wir einen Steckling in normaler Stellung in eine der Aluminiumhülsen, so beschreibt sein basales Ende einen sehr viel größeren Kreis als sein apikaler Pol; in unsern Versuchen war für den basalen Pol $r = 14$ cm, für den apikalen $r = 3$ cm. Da nun die Fliehkraft bei gleicher Umlaufszeit proportional dem Radius wächst, sind in unserm Falle die basalen Zellen einer viel stärkeren Schädigung ausgesetzt gewesen als die am apikalen Pol gelegenen. Umgekehrt werden bei Stecklingen, die in inverser Stellung, also akropetal, zentrifugiert werden, die Zellen des apikalen Poles die stärkste Schädigung erfahren. Ich nehme daher an, daß die Verzögerung der Sproßbildung am apikalen Pol akropetal zentrifugierter Stecklinge sich dadurch erklärt, daß auf diejenigen Knospen, welche nach den Regeln der Polarität am frühesten treiben sollten, eine so starke Schädigung durch das Zentrifugieren ausgeübt wird, daß selbst die günstigen Konstellationen der „inneren“, nicht näher bekannten Bedingungen, auf die wir die „Polarität“ zurückführen, der Entwicklung der obersten Knospen nicht den gewohnten Vorsprung mehr geben können. Die für die Sproßbildung optimalen Bedingungen sind nicht mehr am apikalen Pol verwirklicht, wie bei nicht zentrifugierten Objekten, sondern nach unten an Stellen verschoben, an welchen die Fliehkraftschädigung auf die Zellen nicht mehr so intensiv wirkt.

Bei basipetal zentrifugierten Objekten werden die Schädigungen der Zellen am basalen Pol am größten werden, am kleinsten sind sie oben am apikalen Ende. Die Sproßbildung am apikalen Pol dieser Stecklinge wird also nicht nur begünstigt durch die inneren „Polaritätsbedingungen“ — um es kurz zu sagen —, sondern auch noch durch den Umstand, daß an allen andern Teilen des Stecklings die Fliehkraftschädigung größer sein muß als eben am apikalen Pol. Beide Faktoren wirken hier — im Gegensatz zu dem vorigen

Fall — in gleichem Sinne auf die Sproßbildung ein, indem sie beide optimale Bedingungen am apikalen Pol zustande kommen lassen.

Ähnliche Versuchsserien wie die oben ausführlich geschilderte wurden zu verschiedenen Zeiten während des Winters wiederholt. Im allgemeinen kann ich nach den bisher vorliegenden Ergebnissen mich dahin aussprechen, daß die Beeinflussung der Polarität, soweit sie sich in der lokalen Förderung der Sproßbildung ausspricht, umso weniger gelingt, je später im Winter der Versuch angestellt wird. Ende Januar und im Laufe des Februar wurden verschiedene Versuche mit *Salix vitellina* angestellt, die in ihren Resultaten zwar mit dem früheren übereinstimmten, aber die Sproßbildung nicht so sinnfällig beeinflußt zeigten.

In einer Versuchsreihe kamen ganz kurze Zweigstücke von *Salix vitellina* zur Verwendung. An den Objekten befanden sich nur zwei oder drei Knospen, Sproßpol und Wurzelpol waren einander also sehr nahe.

Die Objekte wurden in derselben Weise behandelt wie die früher geschilderten, nach 9 Tagen wurde der Versuch abgestellt. Es zeigte sich, daß alle Knospen der zwölf Zweigstücke getrieben hatten, bei allen war die oberste Knospe am kräftigsten entwickelt — entsprechend den normalen Äußerungen der „Polarität". Der einzige Unterschied zwischen den sechs akropetal und den sechs basipetal zentrifugierten Stücken bestand darin, daß bei letzteren die sproßpolständige Knospe sehr kräftig, die wurzelpolständige oft nur sehr wenig getrieben hatte. Bei den akropetal zentrifugierten war der Vorsprung der oberen Knospen zwar unzweideutig erkennbar, aber geringer als bei den andern Objekten: es waren bei den akropetal zentrifugierten Stücken die basalen Knospen weiter entwickelt als bei den basipetal zentrifugierten. — Wurzelbildung war am 9. Tage noch nirgends erkennbar.

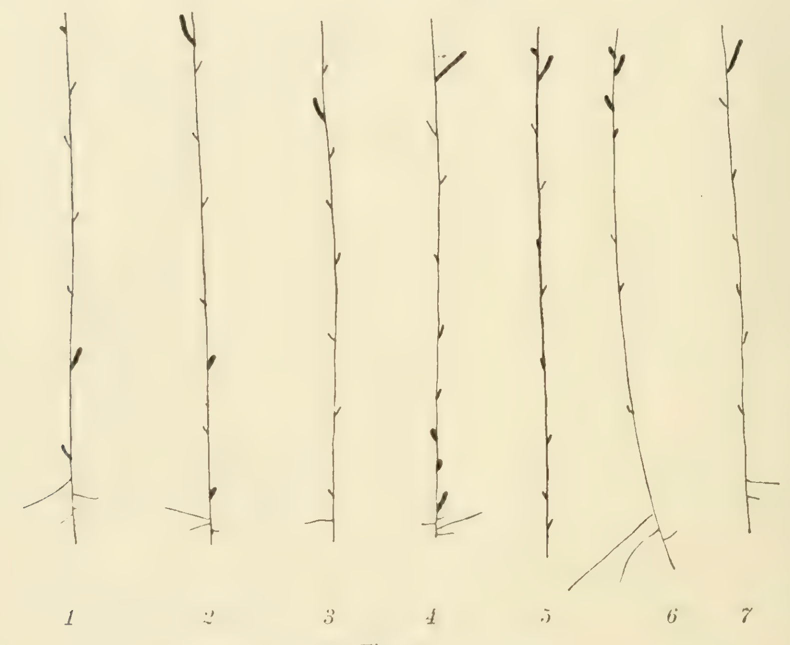
Die Resultate sind nicht entfernt so eklatant wie die an langen Sproßstücken erzielten und bringen nichts wesentlich Neues. Im wesentlichen aber entspricht das Verhalten der Objekte dem, was sich nach den früher geschilderten Ergebnissen erwarten ließ. —

Im Februar wurden noch einmal lange Zweigstücke (10—12 cm) basipetal zentrifugiert (*Salix vitellina*). An der Hälfte der Sproßstücke war die oberste Knospe die kräftigste, bei der andern Hälfte war sie in ihrem Wachstum überholt worden von der zweiten.

Zur Erklärung der im Vorfrühling gewonnenen Erfahrungen möchte ich annehmen, daß die Zeit, während welcher die Objekte zentrifugiert wurden, nicht hinreichend lang war, und die zum Treiben sich anschickenden Knospen nicht mehr den ausreichenden Grad von Schädigung erfuhren: im Februar treiben die Knospen der in Warmhaustemperatur verbrachten Zweigstücke sehr viel schneller als etwa im Dezember.

Noch zwei Fragen vor allem sind zu erörtern: die Versuche von **Klebs** sowie meine eigenen zeigen, daß bei *S. vitellina* die Äußerungen der Polarität sich leichter unterdrücken lassen als bei manchen andern Arten. Es wäre zu untersuchen, ob die an *S. vitellina* gelungenen Experimente in gleicher Weise sich auch an andern Arten durchführen lassen.

Zweitens wäre zu erörtern, ob gleich der Sproßbildung auch die Wurzelbildung der Weidenstecklinge sich durch das Zentri-



Figur 3.
Akropetal zentrifugierte Stecklinge von *Salix viminalis*. — Schema.

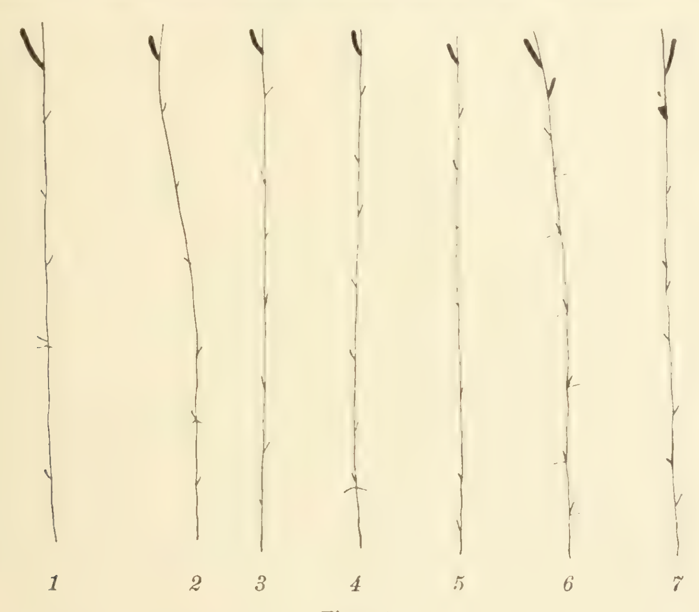
fugieren beeinflussen läßt. — Ich beginne mit der Erörterung des zweiten Punktes.

Nach den Erfahrungen an *Coleus* und *Scorzonera* ist von vornherein als wahrscheinlich anzunehmen, daß auch die Wurzelbildung sich durch Zentrifugieren wird hemmen lassen. Wenn unser Erklärungsversuch, in dem wir eine ungleich starke Schädigung der vom Mittelpunkt des Schwingungskreises ungleich weit entfernten Sproßabschnitte annehmen, zutreffend ist, so wird zu erwarten sein, daß akropetal zentrifugierte Stücke, deren apikale Enden eine große, und deren basale Enden eine kleine Peripherie zu durchmessen haben, gleichzeitig mit der früher geschilderten Hemmung

der Sproßbildung am apikalen Ende eine bessere Ausbildung der Wurzeln am basalen Pol zeigen werden als die basipetal zentrifugierten, deren basale Enden mit großem Radius kreisen und daher starke Schädigung erfahren.

Ich kann hier nur auf eine Versuchsserie verweisen.

Daß *Salix vitellina* an den zentrifugierten Stücken nur schwache Wurzelbildung zeigte, war schon oben zu erwähnen; diese Spezies scheint daher wenig geeignet, um akropetal und basipetal zentrifugierte Stücke auf ihre Wurzelbildung hin miteinander zu vergleichen. Eine geeignetere Spezies fand ich in *S. viminalis*.



Figur 4.
Basipetal zentrifugierte Stecklinge von *Salix viminalis*. — Schema.

Der Versuch, dessen Ergebnisse durch die beiden Schemazeichnungen (Fig. 3 und 4) veranschaulicht werden sollen, wurde im Dezember angestellt und 15 Tage hindurch fortgeführt. Zwei Serien von Stecklingen (je 7 Stück) wurden täglich zweimal je 5 Minuten in der früher geschilderten Weise zentrifugiert, — die eine Gruppe akropetal, die andere basipetal. Fig. 3 veranschaulicht den Zustand der akropetal zentrifugierten nach 15tägiger Behandlung. Bei allen sind Knospen im oberen Teil des Stecklings ausgetrieben, aber nicht bei allen die oberste am kräftigsten; bei drei Stecklingen ist die zweite Knospe auffällig gefördert (3, 5, 6);

bemerkenswert ist, daß bei drei Stecklingen (1, 2, 4) auch am unteren Pol einige Knospen schon zu treiben begonnen haben. — Alle Stecklinge sind ferner am basalen Pol bewurzelt.

Vergleichen wir nun damit die Gruppe der basipetal zentrifugierten Objekte. Alle Stecklinge haben am apikalen Ende getrieben: entweder die oberste Knospe ist ausschließlich zur Entfaltung gekommen, oder sie ist deutlich gefördert. Nirgends finden sich an den basalen Enden entfaltete Knospen. Die Wurzelbildung ist äußerst spärlich; kein einziges Exemplar hat so wohlentwickelte Wurzeln wie die Exemplare der ersten Gruppe; nur hier und da (namentlich bei No. 6) sind kleine Würzelchen erkennbar, mehrere Stecklinge (3, 4, 7) sind noch völlig wurzellos.

Die hier geschilderten Versuche zeigen vielerlei. Vor allem beweisen sie, daß auch die Wurzelbildung an *Salix*-Stecklingen durch Zentrifugieren sich beeinflussen läßt. Daß die Wurzeln an den basipetal zentrifugierten Objekten fast völlig fehlen und an den akropetal zentrifugierten leidlich gut entwickelt sind, entspricht dem, was die Erfahrungen über Sproßbildung erwarten ließen, und läßt sich in der gleichen Weise erklären, wie die früher geschilderten Befunde. Während wir bei den Stecklingen von *Salix vitellina* den Ort optimaler Bedingungen für die Sproßbildung ziemlich tief am Steckling hinabsinken, in einem Falle sogar den basalen Pol erreichen sahen, finden wir bei *Salix viminalis* an basipetal zentrifugierten Stücken den Ort der Wurzelbildung nicht nach oben verschoben; in den Fällen, in welchen durch basipetales Zentrifugieren die Wurzelbildung am basalen Pol erschwert wird, sehen wir die Wurzelbildung vielmehr so gut wie ganz ausbleiben.

Zweitens zeigen die Versuche, daß nicht nur bei *S. vitellina*, sondern auch bei *S. viminalis* durch akropetales Zentrifugieren der Ort der für Sproßbildung optimalen Bedingungen nach unten verschoben werden kann. Freilich ist das Ergebnis nicht so prägnant wie bei *S. vitellina*, denn nicht bei allen Stücken gelang die Unterdrückung oder Überholung der obersten Knospe. Versuche, die ich Anfang Februar mit *S. viminalis* anstellte, ergaben ähnliche Resultate: an ca. 20 Stecklingen (die zweimal täglich mindestens je 10 Minuten lang akropetal zentrifugiert wurden) hatten nach Ablauf von etwa 8 Tagen bei der Hälfte der Exemplare die obersten Knospen sich am kräftigsten entfaltet, bei der andern Hälfte hatten die zweiten Knospen einen Vorsprung. Die Beobachtungen über die Wurzel- und Sproßbildung an *viminalis*-Stecklingen ergeben

jedenfalls übereinstimmend, daß die Polarität auch an den zentrifugierten Exemplaren in ausgesprochenstem Maße noch zu ihrem Rechte kommt; bei *vitellina*-Stecklingen sind die durch die „Regeln“ der Polarität für Wurzel- und Sproßbildung prädestinierten Orte minder fest fixiert; Klebs' Beobachtungen über Wurzelbildung (a. a. O.) wie die meinigen über Wurzel- und Sproßbildung ergänzen und bestätigen sich in diesem Punkte gegenseitig.

Ich erwähnte bereits, daß an den akropetal zentrifugierten Stecklingen von *Salix viminalis* zuweilen außer den obersten Knospen noch am basalen Ende einige sich entfalten. Es wäre möglich und sehr wohl in Einklang zu bringen mit unserer oben versuchten Erklärung, wenn wir auch diese Erscheinung als Folge der Zentrifugenbehandlung ansprechen wollten. Man könnte annehmen, daß an einem akropetal zentrifugierten Stecklinge zwei Orte „optimaler“ Bedingungen für Sproßbildung sich fänden: der eine bedingt durch innere, nicht näher bekannte Konstitutionsverhältnisse, die unter normalen Verhältnissen die typischen Äußerungen der Polarität veranlassen, und am apikalen Pol die Sproßbildung befördern; — der andere an derjenigen Stelle, an welcher durch das Zentrifugieren die geringste Schädigung der Zellen veranlaßt wird, also am basalen Pol der (akropetal zentrifugierten) Stecklinge. Ich beschränke mich darauf, diese Erklärungsmöglichkeit anzudeuten; an keiner der andern von mir untersuchten Serien beobachtete ich bisher etwas analoges, sodaß ich meinen Erklärungsversuch nicht durch Beobachtungen verwandter Art stützen kann.

Zum Schluß wäre noch auf die Frage einzugehen, ob sich an den zentrifugierten Weidenstecklingen eine Nachwirkung der Behandlung geltend macht, d. h. ob die obersten Knospen, die durch akropetales Zentrifugieren ins Hintertreffen gekommen und von andern Knospen überholt worden sind, die ihnen vorausgeeilten Triebe durch lebhaftes Wachstum wieder einholen, wenn die Stecklinge nicht mehr zentrifugiert werden und in Ruhe ihrer weiteren Entwicklung überlassen bleiben.

Wenn man die Stecklinge nach Beendigung der Zentrifugenbehandlung unter günstigen Lebensbedingungen sich überläßt, entwickeln sich die Triebe oft so üppig, daß es nach einer Reihe von

Tagen nicht mehr ganz einfach ist, zu entscheiden, ob die unteren Knospen noch, oder die oberen schon als die kräftigeren zu bezeichnen sind. So viel ist sicher, daß eine Nachwirkung besteht, und daß in vielen Fällen mindestens eine Woche lang der Vorsprung der unteren Knospen noch unausgeglichen bleibt. In einigen Fällen konnte ich eine sehr nachhaltige Schädigung konstatieren, die selbst nach mehreren Wochen offenbar noch wirksam blieb.

Außer *S. vitellina* und *S. viminalis* wurden noch andere Weidenarten geprüft, jedoch ohne nennenswerte Ergebnisse. Bei keiner von ihnen ließ sich bisher eine Beeinflussung durch das Zentrifugieren mit Sicherheit nachweisen — auch bei *S. pentandra* nicht, auf die ich große Hoffnungen gesetzt hatte.

d) Blätter von *Cardamine pratensis.*

Isolierte *Cardamine*-Blätter, auf deren Spreiten bekanntlich sich Adventivtriebe entwickeln, schienen mir zur Beantwortung verschiedener Fragen geeignet, und wurden daher in zahlreichen Versuchsserien und zu verschiedenen Jahreszeiten unter Anwendung verschiedener Versuchstechnik beobachtet. Die an *Cardamine* gewonnenen Ergebnisse sind gleichwohl spärlich geblieben.

Zunächst läßt sich konstatieren, daß die Bildung der Adventivtriebe durch das Zentrifugieren verzögert wird; auch bei denjenigen Blättchen, die täglich nur zweimal je drei Minuten zentrifugiert wurden, war der Unterschied von den nicht zentrifugierten deutlich erkennbar.

Zweitens ist zu bemerken, daß mir bei fast allen Versuchsserien ein Unterschied zwischen akropetal und basipetal zentrifugierten Exemplaren auffiel, — derart, daß bei den basipetal zentrifugierten Objekten die Hemmung der Organbildung geringer war als bei den akropetal zentrifugierten. Trotz der großen Zahl der von mir zentrifugierten *Cardamine*-Blättchen möchte ich doch noch Bedenken tragen, die geschilderten Unterschiede zwischen akropetal und basipetal zentrifugierten Objekten schon jetzt als gesetzmäßig wiederkehrende, durch die Richtung des Zentrifugierens bedingte Erscheinung anzusprechen. Es ist außerordentlich schwer, völlig gleichartige Blättchen und völlig vergleichbares Material für die Versuche zusammenzustellen. Der Einfluß des Zentrifugierens

als solcher wird sich während der ganzen Versuchsdauer für die Adventivtriebe fühlbar machen, die Wirkung der Richtung, in der die sproßtragenden Blättchen zentrifugiert werden, aber voraussichtlich nur in den ersten Tagen; denn der heranwachsende Adventivsproß macht sich mit jedem Tage unabhängiger von seinem Mutterblatt. Aus diesem Grunde wird es ganz besonders notwendig sein, bei Versuchen an *Cardamine* völlig gleichwertiges Material zur Hand zu haben[1]).

Ich hoffe, die Versuche mit *Cardamine* später in größerem Maßstab wieder aufnehmen zu können.

Unsere Untersuchungen über den Einfluß des Zentrifugierens auf die Organbildung der Pflanzen sind mit den oben geschilderten Experimenten nur zu einem vorläufigen Abschluß gelangt. Aus den bisher vorliegenden Ergebnissen folgern wir zunächst:

1. Durch Zentrifugieren läßt sich die Organbildung der Pflanzen in deutlich erkennbarer Weise beeinflussen: alle Befunde an zentrifugierten Objekten lassen sich auf Hemmung und Lokalisation der Organbildungsvorgänge zurückführen.

2. Schon bei Zentrifugieren von sehr kurzer Dauer (zweimal zwei Minuten am Tag) werden an manchen Objekten die Hemmungen deutlich.

3. Die Hemmungen bestehen auch nach Beendigung der Zentrifugenbehandlung tagelang, unter Umständen wohl auch wochenlang noch fort.

1) Wenn die beobachteten Unterschiede zwischen akropetal und basipetal zentrifugierten Blättchen sich nicht auf Ungleichartigkeit des Materials zurückführen lassen sollte — ich muß diese Frage offen lassen —, so läge hier etwas von den früher geschilderten Unterschieden anscheinend prinzipiell verschiedenes vor. Denn bei den *Cardamine*-Blättchen ist die Ausdehnung des einzelnen Objektes eine sehr geringe (manchmal nur 0,5 cm); es ist also anzunehmen, daß die Zentrifugenschädigung auf alle Teile gleich stark wirkt. Überdies habe ich Versuche angestellt, bei welchen der Abstand der Blättchen vom Mittelpunkt des Schwingungskreises sehr ungleich groß war. — Unter diesen Umständen läßt sich an die Möglichkeit denken, daß hier die unterschiedliche Richtung selbst, die Verlagerung des Zelleninhalts ans apikale oder basale Ende der Zellen das wirksame war, und nicht der ungleiche Grad der Schädigung bereits zur Erklärung ausreicht. — Dieser Möglichkeit wollte ich hier mit aller Reserve Ausdruck geben.

4. Die Hemmung der Organbildung ist an verschiedenen Teilen des nämlichen Objektes oft ungleich groß; sie ist um so beträchtlicher, je größer der Radius des von den betreffenden Teilen beim Zentrifugieren beschriebenen Kreises ist.

5. Durch lokale Hemmung der Sproßbildung lassen sich bei Stecklingen von *Salix vitellina* Erscheinungen hervorrufen, die im Widerspruch mit den typischen, den Regeln der Polarität folgenden Organbildungsprozessen stehen.

Halle a. S., Botanisches Institut der Universität,
im März 1904.

Inhalt
des vorliegenden 2. Heftes, Band XL.

Zur Kenntnis der Turgorregulationen bei Schimmelpilzen.

Von

E. Pantanelli.

I. Plan der Untersuchung.

Durch die Arbeiten von Eschenhagen (1889)[1]) und Mayenburg (1901) an Schimmelpilzen, von Stange (1892) und van Rysselberghe (1899) an grünen Pflanzen wurde die stark ausgebildete Fähigkeit der Pflanzenzelle, ihren Turgor den obwaltenden Bedingungen anzupassen, näher beleuchtet[2]). Diese Forscher waren auch bestrebt, die Mittel und Wege zu präzisieren, welche der Organismus zur Herstellung der Turgorspannung einschlägt. Denn man wurde bald darüber klar, daß oft nach mehreren Atmosphären zählende Druckschwankungen nicht durch bloße Aufnahme bezw. Ausgabe gelöster Stoffe zustande kommen können; und direkte Versuche der genannten Forscher zeigten in der Tat, daß wesentlich durch selbstregulatorische Schaffung osmotisch wirksamer Substanz jene Turgorsteigerung hervorgerufen wird, die nach einer inframaximalen Zunahme der Außenkonzentration in allen Pflanzenzellen einzutreten pflegt.

Ob der entgegengesetzte Vorgang, die Turgorabnahme nach einer Verdünnung des Substrates, ebenso auf aktiver Verringerung der Saftkonzentration durch Polymerisation, Bindung oder Fällung einiger gelöster Bestandteile beruht oder auf einer einfachen

1) Unter Hinweis auf das Literatur-Verzeichnis werden im Text nur Datum und Seite angegeben.

2) Eine historische Skizze des Gebietes kann hier um so mehr wegbleiben, als die Literatur bei van Rysselberghe (1899) und Pantanelli (1903) zusammengestellt ist. In der letztgenannten Arbeit ist es auch angegeben, wie man die plasmolytischen Konzentrationen von anderweitigen unterscheiden kann.

Exosmose — die aber auch einen aktiven Eingriff, etwa eine Änderung der Permeabilitätsverhältnisse voraussetzt —, konnte noch nicht entschieden werden, obwohl van Rysselberghe (1899, p. 96—97), eine Abnahme der Menge der freien Säure und eine Fällung von oxalsaurem Kalk im Zellsaft von *Tradescantia* und *Symphoricarpus* unter solchen Bedingungen beobachten konnte.

Die physiologische Natur solcher Vorgänge kann aber auch auf indirektem Wege erschlossen werden, wenn es gelingt, die Turgorregulationen durch Herabsetzung der Lebenstätigkeit oder schon durch Ausschaltung einiger Partialfunktionen zu hemmen. Dieses war eben das nächste Ziel der folgenden Untersuchungen. Als Objekt wurden Schimmelpilze, hauptsächlich der Gießkannenschimmel, wegen der stark ausgebildeten Anpassungsfähigkeit gewählt. Denn diese Organismen vermögen sowohl in Leitungswasser wie in hochkonzentrierten Lösungen das Leben noch zu fristen, wobei der Turgor ihrer Zellen entsprechend angepaßt sein muß. Auch plötzlichen Konzentrationssprüngen widerstehen Schimmelpilze sehr gut, wie es besonders durch die Untersuchungen von Eschenhagen bekannt wurde.

An diesen vorzüglichen Objekten verfolgte ich mit Hilfe der plasmolytischen Methode den Verlauf von Turgorregulationen sowie ihre Beeinflussung durch verschiedene Umstände.

Im Laufe der Arbeit waren aber Bedenken über die wahre Bedeutung der plasmolytisch ermittelten Turgorwerte aufgetaucht. Schon Eschenhagen betont, daß bei Schimmelpilzen die Zellmembran durch die Turgorspannung gedehnt sein könnte. In diesem Falle würden plasmolytische Messungen höhere Werte ergeben, als es der Isotonie in unversehrtem Zustande entspricht, weil Druck und Volumen bei jeder Volumenarbeit in umgekehrtem Verhältnis variieren. Außerdem kann die plasmolytische Methode mit anderen Fehlerquellen behaftet sein, denn es ist möglich, wie Pfeffer (1892, p. 228; 1893, p. 305—306) eingehend diskutiert hat, daß die Zellhaut schon vor dem plasmolytischen Eingriff mit einer Salzlösung imbibiert ist, oder daß während der plasmolytischen Operationen Exosmose aus den Zellen stattfindet.

Zur Erledigung dieser Frage habe ich die kryoskopische Methode, d. h. die Bestimmung des Gefrierpunktes des ausgepreßten Zellsaftes, zum Vergleich herangezogen. Es fällt auf, daß dies noch nicht geschehen ist. Man muß überhaupt zugeben, daß im Vergleich zur Tierphysiologie die kryoskopische Methode in der

Pflanzenphysiologie kaum eingebürgert ist. Außer Versuchen von Maquenne (1895, p. 834; 1896, p. 898; 1897, p. 576), der durch Bestimmung des Gefrierpunktes ausgepreßter Säfte eine stetige Zunahme des osmotischen Druckes nach der Keimung konstatieren konnte, und einigen beiläufigen Messungen bei Nathansohn (1902, p. 255), sind mir nur die Arbeiten Cavaras (1901, 1902, 1903) bekannt. Dieser Forscher fand, daß kälteertragende Pflanzen, ebenso wie Salz- und Felsenpflanzen, einen sehr konzentrierten Saft besitzen[1]). Ferner ist der osmotische Druck in etiolierten Keimpflanzen geringer als in beleuchteten (vgl. Stange, 1892, p. 397; De Vries, 1885, p. 561) und zeigt im Blütenschaft von *Agave* zwei Maxima, wovon das eine mit dem Wachstumsmaximum am Grunde des Schaftes, das zweite mit der größten Ansammlung zuckerartiger Reservematerialien dicht unter dem Scheitel zusammenfällt. Aus diesen Resultaten war zu entnehmen, daß die kryoskopische Methode auch bei Pflanzen anwendbar ist. Bei den folgenden kryoskopischen Messungen an *Aspergillus*-Decken strebte ich hauptsächlich die Frage zu erforschen, ob plasmolytisch ermittelte Werte die osmotische Konzentration des Zellsaftes wirklich angeben können.

Hätte es sich herausgestellt, daß der plasmolytische Wert nur wenig höher als der kryoskopische liegt, so wäre es gerechtfertigt gewesen, die Turgorregulationen bei *Aspergillus* als Regulationen des osmotischen Druckes anzusprechen. Wir werden sehen, bis zu welchem Grade die Natur des Versuchsobjektes die exakte Durchführung dieser Aufgabe gestattete. Soviel wurde aber unter Anwendung der strengsten Kritik festgestellt, daß plasmolytische und kryoskopische Werte nicht gleichsinnig reagieren.

Nach Besprechung der Methoden soll daher zunächst klargelegt werden, was man mit ihrer Hilfe bei den angewandten Objekten messen kann. Erst nach der Feststellung dieser Grundlagen wird es möglich sein, über den Verlauf und das Wesen der Turgorregulationen ein dem wahren Sachverhalt entsprechendes Bild sich zu schaffen, wobei das Auffinden des Zusammenhanges zwischen kryoskopischen und plasmolytischen Ergebnissen viel leichter gelingen wird.

---

1) Es ist wohl denkbar, daß die Saftkonzentrierung erst eine Folge der Kälteeinwirkung ist (vgl. Copeland, 1896; diese Arbeit, Kap. V), eine Anpassung, die bei der Kältefestigkeit mancher einzelligen Organismen eine große Rolle spielen dürfte.

II. Methodisches.

A. Plasmolytische Messungen.

Als normal soll die am häufigsten angewandte Nährlösung bezeichnet werden, welche der Wehmerschen (1891, p. 72) sehr ähnlich war und zwar enthielt sie in 100 ccm: 1 g NH_4NO_3, 5 g Traubenzucker (Merck), 0,5 g KH_2PO_4, 0,25 g $MgSO_4$ (0,52 g $MgSO_4 + 7$ aq), 0,02 g $ZnSO_4$, 0,001 g Fe_2Cl_6, Spuren von H_3PO_4. Sie besaß eine $\triangle$ (Gefrierpunkterniedrigung - osmotischer Druck) = −1,240 bis −1,260°, was ziemlich gut mit dem berechneten Wert (3,65 *is.*) übereinstimmt.

Als Objekt diente hauptsächlich *Aspergillus niger*, jedoch wurden auch Versuche mit *A. flavus*, *Penicillium glaucum*, *Botrytis cinerea* angestellt. Näheres über den Gang der Versuche ist in den Protokollen mitgeteilt, wo *p* die plasmolytische Grenzlösung, *c* die Außenkonzentration bedeutet.

Zur Plasmolyse dienten gewichtsprozentige[1]) $NaNO_3$- und für Glyzerinkulturen vielfach $CaCl_2$-Lösungen, deren genauer Gehalt durch Dichtebestimmung eingestellt wurde[2]). Eschenhagen (1889, p. 25) hat nämlich schon beobachtet, daß $CaCl_2$ niedrigere plasmolytische Werte anzeigt, als $NaNO_3$, und meint, das letztere Salz dringe durch die Plasmahaut von *Aspergillus* ein. Wir werden sehen, inwieweit dieses richtig ist, hier bemerke ich aber, daß schon aus den Zahlen Dietericis (1893, p. 64) zu ersehen ist, daß bei $CaCl_2$ der osmotische Druck stärker als die Konzentration zunimmt, während bei $NaNO_3$ die betreffende Kurve ziemlich gradlinig ansteigt.

Als osmotische Einheit für die Umrechnungen wurde nach dem Vorschlag Pfeffers (1897, p. 127) der Druck einer $\frac{\text{norm}}{10}$ KNO_3-Lösung gewählt und kurzweg *is.* (Isosmose) genannt[3]). In *is.* kann man daher sowohl Druck, wie Gefrierpunkterniedrigungen, Konzentrationen usw. ausdrücken. Aus den elektrolytischen Messungen von Kohlrausch (1898, p. 145) hat van Rysselberghe (1899, p. 31—36) für diese Lösung einen Druck von 4,67 Atm. (bei 0°?) berechnet, während Errera (1901, p. 196) aus denselben Zahlen einen Druck von nur 4,510 kg-cm² bei 18° ausrechnet. Ich gebe den direkten Dampfdruckmessungen von Dieterici (1891, p. 513; 1892, p. 207; 1893, p. 64) den Vorzug. Dieser Forscher hat ja KNO_3-Lösungen nicht untersucht, für eine zehntelnormale Lösung von Natronsalpeter kann man aber aus seinen Zahlen einen Druck von 4,510 kg-cm² oder 4,367 Atm. bei 18° interpolieren. — In der vorliegenden Arbeit nehme ich an, daß der Druck genau proportional mit der Konzentration zunimmt, und rechne die Werte der verschiedenen Lösungen mit Hilfe der isotonischen Koeffizienten um, deren Genauigkeit für physiologische Zwecke völlig ausreichend ist.

---

1) Von konzentrierten Lösungen sollte man immer angeben, ob sie nach Gewichts- oder nach Volumprozenten bereitet wurden. Vgl. Hamburger, 1902, p. 14, 63. So entspricht zB. eine 41,5% gewichtsprozentige $NaNO_3$-Lösung einer 53,2% volumprozentigen Lösung.

2) Unter Zuhilfenahme von Landolt u. Börnstein (1898), p. 203.

3) Als *is.* bezeichnet van Rysselberghe (1899, p. 32) den Druck einer tausendstelnormalen KNO_3-Lösung, der aber für meine Zwecke zu klein wäre, ebenso wie die „Myriotonie" (= 10000 Dynen) von Errera (1901, p. 196).

B. Kryoskopische Versuche.

Ich brauche kaum die physikalisch-chemische Seite und die Ausführung der Messungen zu beleuchten. Ich erinnere nur daran, daß der Friedenthalsche Apparat in Anwendung kam, der sich durch den festen Nullpunkt[1], das kleine Gefriergefäß und die Teilung in $^1/_{100}$ Grad[2]) für physiologische Zwecke am besten eignet.

Hauptsache ist es, mit möglichst klaren Flüssigkeiten zu arbeiten, um den Zuwachs von $\triangle$ durch Oberflächenkräfte zu eliminieren[3]). Es gelang aber nicht, aus *Aspergillus*-Decken den Saft auszupressen. Ich nahm zu einer gemessenen Verdünnung des zerriebenen Mycelbreies Zuflucht, wobei der Wassergehalt der mit Fließpapier trocken gewischten Decke in einer kleinen Portion derselben bestimmt wurde. Der verdünnte Mycelbrei wurde dann durch Tuch filtriert und das Filtrat absetzen gelassen. Wie sich nachher die Berechnung gestaltete, ist aus dem ausführlich wiedergegebenen Versuch (XLVIII) zu ersehen; nach diesem Muster wurden sämtliche kryoskopische Messungen ausgeführt.

Die Gewinnung eines gleichmäßigen und brauchbaren Materials bot gewisse Schwierigkeiten, die aber durch ein besonderes Verfahren überwunden wurden. Nach dem Vorgange von Pulst (1901, p. 211) wurden möglichst viele und gut verteilte Sporen auf 100 oder 200 ccm norm. in großen Kristallisierschalen mit tief übergreifendem Deckel ausgesät. Da ich mikroskopisch schon festgestellt hatte, daß gleichzeitig mit der Sporenbildung die meisten vegetativen Zellen absterben, so suchte ich die Sporenbildung möglichst lange zu verhindern[4]), bis die Decke eine für die Saftbereitung brauchbare Dicke erreicht hatte. Das gelang mir am sichersten, indem ich am dritten bis vierten Entwicklungstag, als die schneeweißen Mycelflöckchen begannen, sich aneinander zu legen, nochmals 100 resp. 200 ccm Nährflüssigkeit hinzufügte. Die neue Portion Nährlösung bestand entweder aus norm. oder aus norm. + 20 *is.* einer Konzentrationssubstanz. Durch diesen Reiz, sowie durch die Verdünnung der lästigen Stoffwechselprodukte[5]) erfährt das vegetative Wachstum eine starke Beschleunigung und die Sporenbildung bleibt noch mehrere Tage aus, sodaß meistens am sechsten Entwicklungstag auf verdünnten, am achten auf konzentrierten Nährlösungen 10—20 g frisches Mycel erhalten werden.

Man könnte einwenden, es sei nicht richtig, den osmotischen Druck eines konzentrierten Saftes aus der beobachteten Gefrierpunkterniedrigung des zuvor verdünnten Saftes zu berechnen. Nun zeigen neuere Erfahrungen, daß mit der Konzentration die molekulare Depression des Gefrierpunktes bei anorganischen Salzen ab-, bei organischen Substanzen zunimmt[6]). Es ist daher zu empfehlen, konzentrierte Säfte[7]) vor kryoskopischen Messungen zu verdünnen.

---

1) Eine genaue Eichung desselben ist mindestens nach je 20 Messungen notwendig. In meinem Apparate stieg der Nullpunkt von —0,06° auf —0,01° im Laufe von zwei Monaten.

2) Tausendstel Grad wurden mit der Lupe geschätzt.

3) Der Gegenstand ist bei Höber (1902, p. 37) näher behandelt.

4) Dazu konnte schon der Zusatz von Eisen und Zink beitragen (vgl. Richards, 1897, p. 670).

5) Einige diesbezügliche Versuche sind im Kap. IV mitgeteilt. Für Gärungsorganismen und Bakterien ist das seit langem bekannt. Vgl. Fischer, 1902, p. 42, 46.

6) Zusammenstellung bei Hamburger, 1902, p. 79 ff.

7) Der unverdünnte Mycelsaft hätte manchmal eine Konzentration um —8° bis —10° besessen.

Fehlerquellen, die vom Versuchsobjekt abhängen.

Angenommen, daß zur Zeit der Verarbeitung alle Zellen einer Decke lebendig sind, was kaum der Fall ist, kann doch der Fehler wegen der Gegenwart von Imbibitionswasser beträchtlich hoch ausfallen. Das Imbibitionswasser in einer Pilzdecke besteht aus 1. der zwischen den Hyphen kapillar festgehaltenen Nährlösung, welche durch das Abpressen mit Fließpapier nie vollständig zu entfernen ist, 2. der in Zellwänden imbibierten Nährlösung, 3. dem Quellungswasser der gequollenen Zellbestandteile, deren Volumen in den meisten Pilzzellen den Vakuolenraum bei weitem übertrifft[1]). Die Imbibitionsflüssigkeit aus 1. und 2. kann sowohl eine Abnahme wie eine Zunahme, aus 3. nur eine Abnahme der Konzentration des Zellsaftes beim Auspressen bewirken.

Trotz mancherlei Versuchen in verschiedenen Richtungen war es nicht möglich, die Menge der Imbibitionsflüssigkeit in den Schimmeldecken zu bestimmen; es gelang aber festzustellen, daß das Verhältnis Imbibitionsflüssigkeit zu Zellsaft im großen und ganzen vom Gehalt an toten Zellen abhängt, weil „lebendige" und mit verschiedenen Mitteln (Hitze, Sublimat, Amylalkohol) getötete Decken auf denselben Lösungen denselben Wassergehalt aufweisen.

Nun fragt es sich, ob eine Schimmeldecke hauptsächlich aus lebenden Zellen besteht. Mikroskopisch konnte ich schon mit Leichtigkeit verfolgen, daß die Zellen meiner Objekte nicht länger als 4—5 Tage leben. Schon am 4. bis 5. Entwicklungstage erscheinen die früher ausgegliederten Zellen auch in isolierten Flocken tot und mit der Verdichtung zu einer Decke bleiben meist nur die oberflächlichen und die Randhyphen am Leben[2]). Nach der Sporenproduktion bilden lebende Zellen nur eine Ausnahme.

Um dieses zu veranschaulichen, bestimmte ich (L) $\triangle$ vor und nach dem Abtöten durch Sublimat von Zeit zu Zeit in Portionen einer Decke, die auf norm. wuchs, wobei die Außenkonzentration durch periodisches Entfernen eines Teiles der Kulturflüssigkeit und Zugeben neuer Nährlösung ziemlich gut konstant gehalten wurde. Bildet man das Verhältnis $\frac{\triangle \text{ lebende Decke} - \triangle'}{\triangle \text{ tote Decke} - \triangle'}$, wo $\triangle'$ wie gewöhnlich die Außenkonzentration bedeutet, so findet man, daß diese Zahl bei der Entwicklung zunächst zunimmt, dann wieder rasch abnimmt, sodaß am 12. Tage die Anwesenheit lebender Zellen nur schwer zu konstatieren ist:

---

1) Das Quellungswasser dürfte auch bei den vakuolenarmen oder vakuolenfreien Tierzellen die Genauigkeit kryoskopischer Messungen in tierischen Preßsäften beeinträchtigen, was wohl bisher nie berücksichtigt wurde.

2) Die von Puriewitsch (1901) beobachtete Tatsache, daß die Atmung in einer Decke von *Aspergillus* bis zur Sporenbildung fortwährend ansteigt, kann nicht das Gegenteil beweisen. Denn die absolute Anzahl lebender Zellen, wovon die Atmungsintensität einer ganzen Decke abhängt, kann beim fortschreitenden Wachstum der Pilzdecke zunehmen, während die relative Anzahl lebender Zellen, worauf es bei Konzentrationsbestimmungen ankommt, tief sinkt.

Kultur von *Aspergillus* auf norm.

Nach:	$\frac{\triangle \text{ lebende Zellen} - \triangle'}{\triangle \text{ tote Zellen} - \triangle'}$
6 Tagen	1,609,
8 „	2,580,
10 „	1,148,
12 „	1,025.

Außerdem muß man berücksichtigen, daß bei dieser Versuchsanstellung dem Mycel so viel Nahrung und Raum zur Verfügung stand, wie es bei der Züchtung einer Decke auf nicht täglich erneuerter Nährlösung nicht der Fall ist: die Verhältnisse werden dabei noch ungünstiger sein und noch mehr auf konzentrierten Nährböden, auf schlechten Substraten usw.

Nach dieser Feststellung bleibt kryoskopischen Messungen, ebenso wie irgendwelcher Gehaltsbestimmung in Pilzdecken nur ein qualitativ „direktioneller" Wert. Ich wage es daher kaum, einen genauen Vergleich zwischen kryoskopischen und plasmolytischen Werten anzustellen, und teile im folgenden nur solche Versuche mit, wo sich eine Abnahme oder Zunahme in einer bestimmten Richtung des osmotischen Überdruckes $\triangle - \triangle'$ feststellen ließ.

Nun kann man fragen: soll die kryoskopische Methode aus der Pflanzenphysiologie verbannt werden? Das wäre ungerechtfertigt. Denn bei Organen höherer Pflanzen, wo tote Zellen eine verschwindende Minderheit ausmachen (fleischige Organe, junge Teile), ist die kryoskopische Messung des osmotischen Druckes der Einfachheit halber zu empfehlen und, soweit gewisse Faktoren, die im folgenden Kapitel beleuchtet werden, keine Rolle spielen, stimmen ihre Ergebnisse mit den plasmolytischen ganz gut überein, wie Tabelle XLVIII zeigt. Dort kann man sehen, daß im jüngeren Internodium der Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* und *Cucurbita pepo* p beträchtlich höher als $\triangle$ ausfiel, erstens, weil die Turgordehnung der parenchymatischen Zellen ziemlich höher ist als in unteren Teilen, zweitens, weil hier totes Prosenchym sich ausgebildet hat[1]).

Zum Schluß möchte ich daher auf zwei Hauptbedingungen des Gelingens genauer kryoskopischer Messungen hinweisen: 1. Arbeiten mit klaren, verdünnten Preßsäften; 2. sich durch mikroskopische Beobachtung vergewissern[2]), daß im Untersuchungsobjekt lebende Zellen die toten stark überwiegen.

Kryoskopische Einheit.

Es hätte ja keine Bedeutung, genaue Umrechnungen ausführen zu wollen, ich bemerke aber, daß als Einheit die Gefrierpunkterniedrigung eines *is.* KNO_3 (1,003%)

---

1) Auf die große Bedeutung des Verhältnisses von lebendem Parenchym zu totem Prosenchym bei der Beurteilung von Wachstumsvorgängen ganzer Organe wird von Schwendener und Krabbe (1893, p. 330) und Pantanelli (1902, p. 30) hingewiesen.

2) Bei Pantanelli (1903, p. 465) sind die einschlägigen Mittel aufgezählt.

angenommen wurde, die nach meinen Messungen gleich —0,342° ist, eine Zahl, die mit der von Hamburger (1902, p. 95—96) empfohlenen $\triangle$ einer einprozentigen Kochsalzlösung (gleich —0,589°) sehr gut übereinstimmt[1]). Ferner habe ich willkürlich angenommen, daß —0,342° gleich einem *is.* bei jeder beliebigen Konzentration bleibt und auf diese Weise gestaltet sich der Vergleich mit KNO_3- oder $NaNO_3$-Konzentrationen sehr einfach. Umrechnungen auf $CaCl_2$-Werte sollten eigentlich aus besagtem Grunde nach den Zahlen Dietericis entsprechend korrigiert werden, eine Genauigkeit, welche bei den vorhandenen Fehlerquellen nicht anzustreben ist.

III. Dürfen plasmolytische Werte als isosmotisch betrachtet werden?

Da eine 41,49 gewichtsprozentige $NaNO_3$-Lösung nach Dieterici (1892, p. 231) einen osmotischen Druck um 281,2 kg-cm^2 entwickelt, so wird es fraglich erscheinen, ob plasmolytische Werte, die in jugendlichen Zellen von *Aspergillus* 50% $NaNO_3$ oft überschreiten, als isosmotisch mit dem Zellsaft angesehen werden dürfen[2]). Denn, um eine solche Konzentration zu gestatten, müßte ja die Molekulargröße des Zellsaftes fast auf Null verkleinert werden. Zunächst unter der Annahme, die Zellwand sei nicht gedehnt, wollen wir diskutieren, ob der Schimmelpilz außer dem osmotischen Druck noch mit andern Mitteln solche Erfolge erzielen kann. Als solche kommen in Betracht: Dimension und Form der Zelle, Oberflächenspannung und Kohäsion der nicht flüssigen (gequollenen) Zellbestandteile[3]).

Dimension und Form der Zelle.

Sofern der Außendruck zu einer Verkleinerung führt, kommt diese anfänglich durch Wasserentziehung zustande, d. h. der Außendruck muß zunächst den osmotischen Druck sämtlicher in der Zelle gelöster Stoffe überwinden, bei einer weiteren Kompression gegen die Quellungskraft arbeiten und schließlich tritt kubische Kompression der festen Masse ein, wenn soviel Wasser entzogen worden ist, daß das Quellungsminimum erreicht ist, wie zB. in einer trocknen Spore. Jedenfalls ist immer nur die relative Volumenverminderung die maßgebende, d. h. je kleiner der Radius der Zelle ist, desto größer muß

---

1) Unter Annahme des Mol.-Gewichts 100,3 für KNO_3 und 58,06 für NaCl (H = 1,00).

2) Ein ähnliches Problem stellt uns die Kältefestigkeit turgeszenter Bakterien- und Hefezellen vor (Pfeffer, 1901, p. 297—298). Das Gefrieren bewirkt plasmolytische Wasserentziehung, wie neuerdings auch Matruchot und Molliard (1902, p. 401) gezeigt haben.

3) Meine Schilderung dieser Verhältnisse bei Schimmelpilzen lehnt sich an die Arbeiten von Pfeffer (1877, 1890, 1892, 1893, 1897, 1901) an, wo allerdings die Myxomyceten schon eingehend berücksichtigt werden.

der Außendruck ausfallen, um eine gleiche absolute Verkleinerung zu bewirken. Daher der Vorteil winziger, kugeliger Zellen beim Aushalten äußerer Druckwirkungen[1]. Der innere osmotische Druck kann aber verhältnismäßig wenig leisten; am besten werden daher solche Zellen dem äußeren Druck trotzen, die sehr viel gequollenes Material enthalten, wie es in der Tat für Bakterien- und oft auch für Hefezellen zutrifft.

Bei Protoplasten von *Aspergillus* (Krümmungsradius des Zellzylinders 1,5—2,5 μ) wird durch diesen Umstand der bei plasmolytischen Messungen unvermeidliche Fehler gewiß dadurch etwas vergrößert, daß man eine etwas hypertonische Lösung anwenden muß, um eine eben sichtbare Plasmolyse hervorzurufen.

Zentraldruck.

Indem wir das Protoplasma als eine halbflüssige Masse betrachten, müssen wir die Spannung der Grenzfläche zwischen Protoplasma und Außenflussigkeit, sowie zwischen Protoplasma und Vakuolen in Rechnung ziehen. Pfeffer (1890) verdanken wir eine eingehende Erörterung dieser Verhältnisse, die später auch von Tswett (1896, p. 136) berücksichtigt wurden. Wir können unter Hinweis auf die Kauflersche Ableitung (1903, p. 690) folgende Betrachtung anstellen.

Es sei eine alte Gliederzelle von *Aspergillus* gegeben, mit unmeßbar dünnem Plasmabelag und zentraler, zylindrischer Vakuole, vom Halbdurchmesser $r = 1{,}5\ \mu$. Das Protoplasma sei völlig gleichartig und, obwohl in Wasser unlöslich, besitze es eine Oberflächenspannung wie Quinckesches Eiweiß (1888, p. 582), nämlich 0,05934 g-cm^{-1}. Da Wasser eine Oberflächenspannung 0,08253 g-cm^{-1} besitzt, so ist an den Grenzflächen eine Spannung $s_{12} = 0{,}08253 - 0{,}05934 = 0{,}02319$ g-cm^{-1} vorhanden[2]. Isotonisch sei P (osmotischer Druck) $= 20$ *is.* $= 90{,}2$ kg-cm^{-2}. Wegen der Oberflächenspannung der Grenzflächen, die sich dem äußeren Druck addiert, muß im Gleichgewichtszustande in der Zelle ein osmotischer Überdruck

$$P' = \frac{2s}{r} = \frac{2 \times 0{,}02319}{0{,}00015} = 309{,}2 \text{ g-cm}^{-2} = 0{,}3092 \text{ kg-cm}^{-2}$$

vorhanden sein. In der Zelle herrscht ein Druck $90{,}2 + 0{,}3092$ kg-cm^{-2}. Unter denselben Bedingungen würde in einem Stäbchenbazillus mit $r = 0{,}15\ \mu$ ein osmotischer Überschuß um 3,092 kg-cm^{-2} zum Äquilibrieren des Zentraldruckes ausreichen.

Auch aus diesem Grunde wächst mit der Kleinheit (und Form) der Zelle ihr Potential. Es ist aber klar, daß die mit dem Zellsaft isosmotische Lösung nicht 20, sondern 20,07 *is.* Druck besitzt. Jedenfalls ist eine Differenz um 0,07 *is.* (die unter den obigen Bedingungen für jeden Wert von P konstant bleibt) für meine Messungen belanglos.

---

1) Die physikalische Seite ist dabei kaum klargestellt. Jedenfalls ist die Annahme von Nernst (1900, p. 135), daß Bakterienzellen in ihrem Zerstörungswerk von einem, tatsächlich nicht vorhandenen, hohen osmotischen Druck (vgl. Fischer, 1902, p. 20) unterstützt werden, nicht ganz zutreffend und kann auch durch die Versuche von d'Arsonval (1901, p. 84) mit Hefen nicht bestätigt werden. Denn die Hypertonie der von diesem Forscher angewandten Lösungen scheint mir aus eigener Erfahrung für Hefezellen sehr fraglich.

2) Tatsächlich wird sowohl die Spannung des wässrigen Zellsaftes bei Gegenwart von Salzen, wie auch die Spannung des Protoplasmas wegen seiner nicht flüssigen Beschaffenheit wesentlich höher ausfallen. Die Oberflächenspannung der Grenzhäutchen einer lebenden Zelle dürfte sich fortwährend ändern.

Kohäsion und Quellungskraft des Protoplasmas.

Wir haben soeben das Protoplasma als eine gleichartige Flüssigkeit aufgefaßt, deren Oberflächenspannung gleich 0,02319 g-cm $^{-1}$ gesetzt wurde. Das Protoplasma ist aber eine gequollene Masse von einiger, wenn auch geringer Konsistenz. Kann diese an dem Zustandekommen der Turgorspannung mitwirken?

Offenbar nimmt mit der Kohäsion des Protoplasmas auch seine Oberflächenspannung (s_2) zu, wodurch die resultierende Spannung s_{12} seiner Grenzflächen soweit abnimmt, daß sie sogar negativ werden kann; in diesem Falle würden die Grenzflächen das Bestreben haben, sich nach außen zu krümmen[1]). In der Tat übertrifft jetzt die Kohäsion des Plasmas die Spannung der Grenzflächen und es ist bekannt, daß Vakuolen durch den Widerstand nicht fortströmenden Protoplasmas oft beliebig deformiert werden.

Die Kohäsion hängt aber in gequollenen Körpern vom Quellungsgrad ab und kann bei gleichem Wassergehalt je nach der Qualität des gequollenen Materials verschieden hoch ausfallen[2]). Für das Verständnis der Turgorvorgänge ist aber nicht die Qualität der gequollenen Stoffe, sondern der Quellungsdruck, d. h. die noch potentiell vorhandene Quellungsenergie (Q) von Bedeutung[3]).

Eigentlich kann die Quellungskraft in stark vakuolisierten Zellen, wie solche bei höheren Pflanzen, Algen, oder auch bei alten und verhungernden Schimmelpilzen vorkommen, keine nennenswerte Bedeutung haben und gewöhnlich setzt man den Turgordruck gleich dem osmotischen Drucke der eingeschlossenen gelösten Stoffe. Es

1) Eine solche Dehnung der äußeren Grenzfläche könnte theoretisch schon für sich die Veranlassung zu Vakuolenbildung durch Entstehung von negativen Spannungen im Protoplasma geben; vgl. Pfeffer, 1890, p. 222. Tatsächlich erreichen diese Oberflächenspannungen eine verschwindende Größe im Vergleich zu osmotischen und Quellungskräften.

2) Pfeffer, 1897, p. 60.

3) Bei nur wenig über das Qellungsminimum gequollenen Protoplasten (quellende Samen) muß man auch die Verteilung der (verschieden) gequollenen Materialien berücksichtigen. Denn, wie Schröder (1903, p. 110) neuerdings betont, handelt es sich bei der Quellung um eine Oberflächenänderung und nicht um eine Volumenarbeit. So ist die Dicke der quellenden Masse von wesentlicher Bedeutung für den Verlauf einer Quellung. In unseren Pilzprotoplasten ist wohl anzunehmen, daß das Protoplasma gleichmäßig schon sehr nahe am Quellungsmaximum ist; wo aber nachweislich eine verschiedene Kohäsion herrscht (vgl. Pfeffer, 1890, Kap. V), dort müssen diese Faktoren in Betracht gezogen werden.

wird aber schon von Pfeffer (1890, p. 292; 1877, p. 170) betont, daß in Myxomyceten und meristematischen Zellen höherer Pflanzen der Quellungsdruck eine Rolle spielen kann. Das gleiche gilt nun für junge Pilzprotoplasten.

In ganz jungen, gut ernährten Hyphenzellen sieht man keine Vakuolen [1]), obwohl osmotisch wirksame Stoffe dort gewiß schon vorhanden sind. Der Quellungsdruck kann in diesem Stadium den osmotischen Druck übertreffen und die Festigkeit der Zellwand verhindert, daß die zur vollständigen Sättigung beider Anziehungskräfte nötige Wassermenge in die Zelle hineinströmt. Solang aber durch die imbibierte Zellwand eine unbegrenzte Wassermenge zur Verfügung steht, wäre es unrichtig zu behaupten, daß die Summe der beiden nach außen wirkenden Kräfte (Turgordruck) eine Einschränkung durch ihren innerhalb der Zelle vorhandenen Antagonismus erfahren könnte. Nun aber führt die stetige Zertrümmerung hochmolekularer Körper in niedrigmolekulare, die mit dem postembryonalen Stoffwechsel [2]) verknüpft ist, zu einem stetigen Verbrauch der gequollenen Bestandteile unter Zunahme des osmotischen Druckes und in einem Protoplasten, wo $P = Q$ geworden ist, würde die geringste lokale Zunahme von P, etwa die Einführung eines Vitellinkriställchens schon genügen, um eine Vakuole auftreten zu lassen, wie es Pfeffer erzielte. Das geschieht auch in den Zellen und zwar beweist der bei *Aspergillus* zu beobachtende plötzliche Übergang aus der nicht vakuolisierten Zelle in die zerstreut vakuolisierte, daß die Protoplasmamasse in der ganzen Zelle ziemlich gleichmäßig gequollen war. Anderseits dürfte bei *Aspergillus* in noch nicht vakuolisierten Zellen der Quellungsdruck nur wenig höher als der osmotische Druck sein, denn beim Versetzen in den Hungerzustand treten schon nach 4–5 Stunden Vakuolen auch in den Spitzenzellen auf. Der Umsatz gequollener Materialien in gelöste schreitet mit dem Älterwerden der Zelle immer fort, sodaß die Vakuolen immer mehr an Umfang gewinnen und P so stark zunehmen kann, daß endlich, wenn die gequollene Masse (Cytoplasma) zu einem unmeßbar dünnen Wandbelag reduziert ist, wie zB. in einer Zelle von *Spirogyra*, die nach außen wirksamen An-

---

1) Vakuolen werden in 2–3tägigen Hyphen erst in der dritten bis fünften Gliederzelle hinter der Spitze sichtbar; von da ab nehmen sie aber sehr rasch an Umfang zu.

2) Vgl. die zitierten Arbeiten Maquennes, sowie Höber, 1902, p. 332.

ziehungskräfte für Wasser praktisch als nur aus dem osmotischen Drucke bestehend angesehen werden können.

Demzufolge resultiert der plasmolytisch meßbare Turgordruck, d. h. die gesamte wasseranziehende Kraft des Zellinhaltes im ersten Entwicklungsstadium zu einem vielleicht größeren Teil aus Q, zu einem andern aus P, in einem Augenblick möglicherweise zur Hälfte aus Q, zur Hälfte aus P[1]); später aber konvergiert P immer mehr gegen p, den er theoretisch, wenn auch praktisch anzunehmen ist, nie erreichen dürfte[2]).

Plasmolytische Messungen dürfen daher zur Ermittlung von Konzentrationen, d. h. von P, schon in dem Falle nicht mehr angewandt werden, in welchem Q zu berücksichtigen ist, was wohl für manche Zellen zutrifft. Immerhin bleibt die Plasmolyse die einzige zur Messung des Turgordruckes anwendbare Methode. Denn indem zB. die kryoskopische Methode den einzelnen Faktor P bekannt macht, können kryoskopische Zahlen nur dann als Turgorwerte betrachtet werden, wenn $P = p$ ist[3]).

Dehnung der Zellhaut.

Bisher wurde von mir auf die Zellwand keine Rücksicht genommen. Ist sie aber gedehnt, so müssen plasmolytische Werte höher ausfallen als die Isotonie verlangt, denn, ehe der Anfang der

1) In auf norm. wachsenden Hyphen von *Aspergillus* pflegen sichtbare Vakuolen zu der Zeit aufzutreten, während der Turgor ungefähr von 35 auf 30 *is.* sinkt; es gibt daher einen Augenblick, wo sowohl Quellungskraft wie osmotischer Druck ca. 16 *is.* = 72,16 Atm. betragen. Der in diesem Augenblick gewonnene Pressaft würde bei $-5{,}468^{\circ}$ ausfrieren, wenn keine weitere Korrektion an die plasmolytische Methode anzubringen wäre.

2) Eigentlich ist auch theoretisch dieser Fall möglich, wenn Q durch die Oberflächenspannung der Grenzschichten gerade kompensiert ist.

3) Obwohl die Messungen von Pfeffer (1893, p. 296), Reinhardt (1899) und mir übereinstimmend ergeben haben, daß p von den jüngsten Zellen aus gegen die älteren hin stetig abnimmt, so ist es jedoch nicht unmöglich, daß in bestimmten Fällen Q im ersten Stadium kleiner als P in einem späteren Stadium ausfällt, wodurch die resultierende Summe (p) einen andern Gang annehmen würde, wie es zB. Wortmann (1889, p. 250—251) beobachtete. Die Quellung spielt gewiß in manchen Vorgängen eine Rolle, wo sie bisher übersehen wurde. So hat Overton in neuerer Zeit (1902) bestimmt darauf hingewiesen, daß eine Muskelfaser nicht als eine bloße halbdurchlässige Zelle mit osmotisch wirksamem Inhalt aufzufassen ist, weil die darin durch Quellungskraft zurückgehaltene Wassermenge berücksichtigt werden muß. Dieses ist um so wichtiger, als von tierphysiologischer Seite, vor allem von Loeb, oft Ionenwirkungen auf Organismen angenommen wurden, ohne die dabei mitspielenden Quellungsvorgänge zu berücksichtigen.

Plasmolyse sichtbar wird, muß die Zelle in toto durch eine entsprechende Steigerung der Außenkonzentration bis zur Aufhebung der Wandspannung zusammengedrückt werden[1]).

Die Literatur über die Größe der Turgordehnung der Zellhaut findet sich bei Pfeffer (1901, p. 63). Die besten Aufschlüsse über den Gegenstand verdanken wir Schwendener und Krabbe (1893), von welchen der Nachweis erbracht wurde, daß auch in ausgewachsenen Zellen die nicht bedeutend verdickte Zellmembran gedehnt ist. Weiter wurde von diesen Autoren und gleichzeitig auch von Pfeffer bewiesen, daß im Streckungswachstum von Proportionalität zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Turgordehnung keine Rede sein kann. Bei Pilzen hatte schon Eschenhagen (1889, p. 20) die Existenz der Wanddehnung vermutet, während sie später von Reinhardt (1899, p. 440) für manche Pilze geleugnet, aber doch bei jungen Zellen von Mucorineen beobachtet wurde.

Ausgedehnte Messungen wurden von mir vor und nach der Plasmolyse durch Zufluß immer konzentrierterer Lösungen an das durch Prisma entworfene Zellbild vorgenommen. Bei nicht gewölbten Querwänden läßt sich aus der Länge (h) und dem Durchmesser ($2r$) das Volumen des Zellzylinders berechnen. Die Verhältnisse der Länge, resp. der Dicke, sowie des Volumens (V) vor (V_o) und nach der Plasmolyse (V_p), die ich zweckmäßig als kh, kr, kv bezeichne[2]), geben direkt das Ausmaß der longitudinalen, radialen und totalen Dehnung der Zelle[3]).

Es ergab sich, daß sämtliche Zellen von Schimmelpilzen elastisch gespannt und merklich gedehnt sind, in der Längsrichtung bis 15%, in der Querrichtung bis 36% der entsprechenden Dimensionen im plasmolytischen Zustande, so lange die Zellwände nicht bedeutend verdickt sind. Die gegenteilige Angabe von Reinhardt bezieht sich vielleicht nur auf die Wachstumszone, d. h. auf die Spitzenkuppe, die tatsächlich bei der Plasmolyse keine Kontraktion erfährt. Es mag hervorgehoben werden, daß bei Versuchen mit Markgewebe oder jungen Sprossen nur Längsspannung zur Messung kam, sodaß die Resultate von Pfeffer, Schwendener

---

1) Die Möglichkeit eines solchen Fehlers ist schon bei Eschenhagen (1889, p. 20) und Pfeffer (1892, p. 228; 1893, p. 305) berücksichtigt.

2) k_v ist der Proportionalitätsfaktor von p im Verhältnis zum Turgordruck.

3) Ein Beispiel der Berechnung und eine Anzahl von Dehnungskonstanten sind in den Tabellen LXVII—LXXV angeführt.

und Krabbe u. a. an höheren Pflanzen mit den meinigen an Pilzhyphen gewonnenen übereinstimmen.

Jedenfalls darf als eine allgemeine Tatsache gelten, daß Zellwände erst mit der Verdickung eine ohne meßbare elastische Dehnung zum Äquilibrieren der Turgorkraft ausreichende Festigkeit gewinnen[1]), während sie in unverdicktem Zustande erst nach einer gewissen Dehnung denselben Widerstand leisten können.

Nun taucht die Frage auf: soll man nach all diesen Feststellungen die plasmolytische Methode als zu Turgormessungen ungeeignet ansehen, weil sie bei elastisch gedehnten Zellen größere Werte anzeigen muß, als es wirklich dem Turgordruck entspricht? Ist man über die Bedeutung einiger geläufiger Termini im klaren, so erscheint ein solcher Schluß ungerechtfertigt.

Als Turgordruck, -Spannung, -Kraft, -Energie definiert man nach Pfeffer (1892, p. 215) den ganzen vom Inhalt gegen die Zellwand ausgeübten Druck. Damit ist die Größe der Turgordehnung (kurzweg als Turgordehnung bezeichnet)[2]) nicht zu verwechseln, welche nur von den elastischen Eigenschaften der Zellwand abhängt. Von dieser Ausdehnung der Zelle ist die Turgeszenz direkt bedingt.

Es leuchtet ein, daß bei Konstanz der Elastizität der Zellhaut die Turgeszenz mit dem Turgordruck umgekehrt variieren kann. So nimmt in welkenden Organen die Turgeszenz ab, der Turgordruck steigt aber, und umgekehrt bei erneuter Wasserzufuhr[3]). Erfährt die Zelle eine Kontraktion, so schwankt die Turgeszenz auch beim Konstantbleiben des Turgordruckes. Beispiele haben wir möglicherweise bei den nyktitropischen Bewegungen[4]), bei den

1) In isolierten Vakuolen wird dasselbe durch die Oberflächenspannung der Plasmahülle erreicht, wobei zunächst p durch entsprechende Wasseraufnahme gleich s werden muß. Ein solches Aufblähen kann aber hier durch regulatorische Steigerung von s oder der Kohäsion vermieden werden.

2) Von früheren Forschern wurde diese Größe als Dehnbarkeit der Zellhaut bezeichnet. Vgl. dazu die Bemerkung bei Schwendener und Krabbe 1893, p. 333, Anm.

3) So wurde von mir (1900, p. 255) an *Porliera* beobachtet, daß Zunahme der Luftfeuchtigkeit die Amplitude der nyktitropischen Bewegungen vergrößert.

4) Bei diesen konnte Hilburg (1881, p. 38) keine Änderung des „Turgors" plasmolytisch messen. Nun lehrt die Betrachtung der oben geschilderten Faktoren, daß dieses Resultat mit der von Pfeffer (1875, p. 105) gemessenen abendlichen Druckzunahme in den Blattpolstern nicht unvereinbar ist, wenn man eine Änderung in der Größe der Wanddehnung annimmt. Gleichzeitige Messung von p, $\triangle$ und k würde gewiß Licht darauf verbreiten.

Staubgefäßen der Cynareen, im Verhalten herausgetretener Protoplasmamassen[1]) und besonders bei unseren Schimmelpilzen, wie es bald dargelegt werden soll.

Die Plasmolyse führt daher zur Kenntnis des Turgordruckes nur in solchen Zellen, deren Wand nicht gedehnt ist, oder auch in allen Zellen nach Ermittlung der Größe der Turgordehnung, wie es durch Messung der Volumenverminderung bei der Plasmolyse geschehen kann[2]). Ohne diese Korrektion wird mittels der Plasmolyse in gedehnten Zellen nur die Resultante aus Turgordruck und Turgordehnung bekannt, die wir doch als Gesamtspannung oder, um dem allgemeinen Gebrauche nicht zu entgehen, als Turgor bezeichnen können (Pfeffer, 1897, p. 117).

Die Erforschung der Turgorregulationen stellt sich bei unseren Versuchsobjekten als eine sehr komplizierte Aufgabe dar, denn es sollte in jedem Falle entschieden werden, ob die beobachtete Turgorschwankung auf einer Änderung des Turgordruckes (der schon eine Resultante aus Zentraldruck, Quellungskraft und osmotischem Potential darstellt) oder der Wanddehnung, d. h. der Turgeszenz, beruht. Diese Entscheidung wurde im folgenden nur für einige der erforschten Turgorregulationen versucht.

IV. Beziehungen zwischen einigen Kulturbedingungen und der Höhe des Turgors.

Meine Studien bilden in dieser Richtung eine Fortsetzung der Untersuchungen Eschenhagens. Dieser richtete sein Augenmerk zunächst auf die Feststellung der Beziehungen zwischen der Konzentration der Nährlösung und dem Turgor der darin kultivierten

1) Beispiele bei Pfeffer (1897, p. 92), Townsend (1897, p. 497), Wallengren (1902, p. 120—121).

2) Im als Tabelle LXXIII mitgeteilten Versuch trat Ablösung des Plasmaleibes von der Wand erst auf 20% $NaNO_3$ = 23,6 *is* ein. Da nun $k_v = 1{,}68$ war, so war $V_o = V_p \times 1{,}68$ und, da

$$P_o V_o = P_p V_p, \text{ so war } P_o = \frac{P_p}{1{,}68} = \frac{23{,}6}{1{,}68} = 14{,}04 \; is.$$

In einem homogen gebauten Organ kann man sowohl p, wie das durchschnittliche k (Dehnungskonstante), wie auch $\triangle$ im Preßsaft messen und auf diese Weise den Turgeszenzzustand (k), den Turgor (p), den Turgordruck $\left(\frac{p}{k}\right)$, den osmotischen Druck ($\triangle$) und durch Differenz ($P_o - \triangle$) den Quellungsdruck bestimmen.

Pilze. Nur wenige Versuche wurden von Eschenhagen über die schnelle Anpassung des Turgors nach einer Konzentrationsänderung im Substrate angestellt. In beiden Fällen wurden bei Benutzung isosmotischer Konzentrationen dieselben Turgorwerte gemessen. Weiter wurde von Eschenhagen festgestellt, daß die Höhe des Überschusses $p-c$ bei Steigerung der Außenkonzentration bis zu einem Maximum zunimmt, dann wieder verringert wird. Beide Gesetze wurden später von Stange und van Rysselberghe an höheren Pflanzen bestätigt. Der letztgenannte Forscher konnte sogar mit großer Genauigkeit zeigen, daß die osmotische Reaktion des Organismus nach dem Weberschen Gesetze mit der Außenkonzentration variiert.

Sind diese Tatsachen hinreichend festgestellt, so blieb doch bei Eschenhagen jeder andere Einfluß außer der Konzentration der Nährlösung unberücksichtigt. Ich trachtete darnach, Versuche über die Höhe des während der Entwicklung unter verschiedenen Bedingungen erreichten Turgors anzustellen, wobei es auch galt, das Verhalten der einzelnen Turgorfaktoren zu verfolgen.

Einfluß des Alters.

In bezug auf den Einfluß des Alters behauptet Eschenhagen (1889, p. 20), ohne entsprechende Zahlen anzuführen, daß der Turgor in jüngeren Spitzenzellen gleich hoch oder sogar niedriger ist als in Gliederzellen, und gibt in seiner Arbeit nie an, wie alt die Versuchszellen waren. Es ist aber leicht zu ersehen (Tab. II), daß der Turgor beim Älterwerden der Hyphe fortwährend abnimmt. Dasselbe wurde übrigens von Reinhardt (1899) bei wachsenden Wurzelgeweben (vgl. auch Pfeffer, 1893, p. 296), Hyphen von *Peziza (Botrytis)* und Mucoreen, bei *Cosmarium* usw. schon beobachtet.

Es läßt sich daher vermuten, daß Eschenhagen mit mindestens viertägigen Kulturen operierte, da er gleiche Turgorwerte in sämtlichen Zellen gemessen hat. Am dritten bis vierten Tag fängt aber meistens die Sporenbildung an und es läßt sich mikroskopisch sehr leicht verfolgen, daß zu dieser Zeit die meisten vegetativen Zellen zugrunde gehen und in den übrigen die Fähigkeit, den Turgor zu regulieren, allmählich ausklingt. Daher die große Bedeutung der Altersangabe bei Pilzuntersuchungen. Tatsächlich ergibt sich aus dieser Arbeit, daß junge und alte Zellen wenigstens quantitativ verschieden reagieren.

Während nun der plasmolytische Wert p, d. i. der Turgor, mit dem Älterwerden der Zelle in der Art eines logarithmisch ablaufenden Vorganges sinkt, sodaß er am 5.—6. Entwicklungstage je nach den Substraten seinen tiefsten Stand angenommen hat, steigt der osmotische Druck vom Anfang der Entwicklung bis zu einem Maximum, das mit dem Zusammenwachsen der bisher isolierten Rasen in eine kompakte Decke zusammenfällt. Gleichzeitig erreicht auch die Außenkonzentration ($\triangle'$) ein Maximum, wahrscheinlich durch reichliche Absonderung verschiedener Stoffwechselprodukte, die später vom Pilz wieder verbraucht werden, sodaß der Druck in der Außenlösung allmählich und tief sinkt. Man kann nicht behaupten, daß dieses osmotische Maximum in der Decke vom Imbibitionsfehler bedingt wird, denn ein solches Maximum ist auch in den Versuchen deutlich zu erkennen, wo die Außenkonzentration konstant gehalten wurde (L).

In älteren Kulturen wäre die tiefe Abnahme von $\triangle'$ schon genügend, um die Abnahme von $\triangle$ zu erklären; dazu gesellt sich noch der Fehler, verursacht durch die Gegenwart abgestorbener Zellen. Osmotische Messungen in einer über 8—9 Tage alten Decke haben fast keine Bedeutung (Kap. II).

Jedenfalls bleibt sichergestellt, daß p und $\triangle$ je nach dem Alter der Zelle ein verschiedenes Verhalten zeigen. Nun ist aus den Tabellen LXVIII—LXIX zu ersehen, daß die totale Turgordehnung der Zellhaut mit dem Alter stetig abnimmt, und zwar beruht diese Abnahme auf einer progressiven Verringerung der Dehnung in radialer Richtung, während die Längsdehnung meistens zunimmt und nur selten konstant bleibt. Spitzenzellen sind beträchtlicher gedehnt als Gliederzellen, und mit der Verdickung der Wand wird p gleich dem Turgordruck[1]).

Bedenkt man, daß auf konzentrierten Nährlösungen die Spitzenzellen oft bis fast 100% (ihres Volumens in turgorlosem Zustande) gedehnt sind, so wird es durch die Mächtigkeit dieser bei plasmolytischen Messungen alle übrigen Faktoren übertreffenden Zellstreckung begreiflich, wie beim Älterwerden der Zelle p fortwährend abnehmen kann, während $\triangle$ zunächst steigt, dann wieder sinkt.

1) Auch in Sproßgipfeln von *Phaseolus multiflorus* findet nach Schwendener und Krabbe (1893, p. 354—357) Abnahme der Hautdehnung von den embryonalen zu den ausgewachsenen Teilen hin statt.

Ferner ergibt sich aus der Tatsache, daß die jüngsten Zellen in der Querrichtung weniger als die älteren gestreckt sind, daß der Turgordruck in den ersteren höher ist, weil die plasmolytische Abhebung des Protoplasten nur auf der Seitenwand der Spitzenzellen zu beobachten ist (vgl. Reinhardt, 1899, p. 439 bis 440). Da der osmotische Druck erst in einem späteren Stadium sein Maximum erreicht, so ist der höhere Turgordruck in den Spitzenzellen vielleicht auf die Mitwirkung der Quellungskraft des Protoplasmas zu schieben, ein Schluß, der schon im vorhergehenden Kapitel aus dem Mangel an Vakuolen und aus theoretischen Erwägungen gezogen wurde.

Zuckerzufuhr.

Da ich zehnmal so viel Zucker darreichte, als es Eschenhagen tat, so war zu erwarten, daß sämtliche Turgorwerte höher ausfallen würden. Das ist auch der Fall (I). In zweitägigen Gliederzellen erreicht der Turgor auf norm. 28% $NaNO_3$ (= 33,04 *Is.*), was auch von Reinhardt (1899, p. 443) beobachtet worden ist. Mit den Zahlen Eschenhagens stimmen meine Zahlen bis auf eine Zuckerzufuhr von 3% überein, oberhalb habe ich dagegen immer weit höhere Werte bekommen, was auf die schon erwähnte Nichtberücksichtigung des Einflusses des Alters von seiten jenes Forschers zurückzuführen ist.

Aus der unten mitgeteilten Tatsache, daß beim Versetzen in Hungerzustand ohne Änderung der Konzentration die Dehnung der Zellwand beträchtlich verringert wird, folgt ohne weiteres, daß der Turgor auf isosmotischen Nährlösungen bei reicher Nahrung größer als bei mangelhafter sein muß. Übrigens wird von der Ernährung auch der osmotische Druck beeinflußt und zwar nicht nur von der Konzentration der Nährstoffe, sondern auch von der absoluten Zuckerzufuhr. Diese Beeinflussung des osmotischen Druckes bleibt aber von den während der Entwicklung sich abspielenden Veränderungen im Substrat abhängig, denn wir sehen, daß im Versuch LII bei II und IV, wo doppelt so viel Nährflüssigkeitsmenge (bei gleicher Kolbenweite) zur Verfügung stand als bei I resp. III, keine Ansammlung der Exkrete, aber auch keine weitgehende Verarbeitung derselben durch den Pilz geschah. Der osmotische Druck war auf 50 ccm Nährlösung wesentlich höher als auf 100 ccm, obwohl das Wachstum im zweiten Falle verdoppelt war. Die

absolute Flüssigkeitsmenge scheint daher das Wachstum zu begünstigen, vielleicht durch partielle Entfernung der Exkrete, die eine Reizwirkung auf die Regulationsfähigkeit des osmotischen Druckes auszuüben vermögen[1]).

Substratkonzentration.

Nach dem soeben Mitgeteilten ist es anzunehmen, daß in den Kulturen Eschenhagens die beschränkte Nahrungszufuhr eine volle Entwicklung des Turgors verhinderte, sodaß ich mich genötigt sah, die Verhältnisse zwischen Substratkonzentration und Turgorhöhe bei Anwendung von KNO_3 (III), Zucker (IV) und Glyzerin nachzuprüfen, um die nötigen Anhaltspunkte für die Übertragungsversuche zu gewinnen. Es ergaben sich durchgehends höhere Werte als bei Eschenhagen; zB. auf norm. + 5 *is.* KNO_3 (= 8,65 *is.*) und auf norm. + 5 *is.* Zucker war der Turgor schon so hoch wie in den Kulturen Eschenhagens auf 21,72, resp. 19,40 *is.* Die reichliche Zuckernahrung läßt den Turgor riesige Werte erreichen, zB. p = 48% $NaNO_3$ (= 56,64 *is.*) in jungen (viertägigen) Zellen auf norm. + 10 *is.* KNO_3 (= 13,65 *is.*), und doch ist es klar, daß der Turgor noch steigen kann, weil das osmotische Maximum für das Wachsen weit höher gelegen ist. Auf konzentrierten Zuckerlösungen ist der Turgor kleiner als auf den isosmotischen Salzlösungen, was vom starken Zuckerverbrauch durch den Pilz abhängt. Glyzerinkulturen ergaben auch sehr hohe $CaCl_2$-Werte.

Aus Tabelle LXIX ist zu ersehen, daß die Turgordehnung auf konzentrierten Substraten wesentlich höher als auf verdünnten ist. Da dieselbe von der Nahrungszufuhr so stark beeinflußt wird, so ist es leicht verständlich, warum ich auf Salpeterlösungen eine stärkere Gesammtspannung der Zellen beobachten konnte, als es Eschenhagen möglich war. Wohl hat aber auch das Alter der Zellen diese Resultate beeinflußt, denn es wäre sonst nicht denkbar, warum auch auf Zucker- oder Glyzerinlösungen meine Schimmel-

1) Eine ähnliche, scheinbar paradoxe Erscheinung ist bei Wehmer (1891, p. 422) beschrieben. Er fand, daß *Aspergillus* umso besser wächst und desto mehr Oxalsäure ausscheidet, je größer die Flüssigkeitsmenge ist, wenn auch die absolute Zuckerzufuhr dieselbe ist. Dabei wirkte auch die Konzentration der ausgeschiedenen Säure auf die weitere Ausscheidung hemmend ein. — Beiläufig sei bemerkt, daß bei allen diesen Änderungen im Substrat p den gewöhnlichen Gang zeigt.

pilze einen höheren Turgor aufwiesen als auf den isosmotischen Lösungen bei Eschenhagen[1]).

Leider bin ich nicht imstande, anzugeben, ob der osmotische Druck in demselben Verhältnis zu der Außenkonzentration variiert, wie die Gesamtspannung. Denn Versuche in dieser Richtung führten wegen der störenden Fehlerquellen zu keinem brauchbaren Resultat; aus einem solchen Versuche habe ich folgende Zahlen entnommen, um zu zeigen, daß $\triangle - \triangle'$ (osmotischer Überschuß) ein Maximum auf norm. + 23 *is.* KNO_3 noch nicht erreicht hatte.

	Substrat (c)	$\triangle - \triangle'$	$\triangle'$	Substratverbr.
2. norm. + 10 *is.* KNO_3	= 17,30 *is.*	1,780 *is.*	14,46 *is.*	2,84 *is.*
„ „ + 15 „ „	= 22,30 „	8,305 „	16,73 „	5,57 „
„ „ + 20 „ „	= 27,30 „	7,771 „	20,62 „	6,68 „
„ „ + 23 „ „	= 30,30 „	9,568 „	23,21 „	7,09 „

Andere Faktoren.

Von den folgenden Kulturbedingungen wurde der Einfluß auf die Höhe der während der Entwicklung erreichten Turgorspannung nur mit Hilfe der plasmolytischen Methode untersucht.

Durchlüftung.

Der Grad der Durchlüftung beeinflußt sehr stark die Höhe des „statisch“ erreichten Turgors[2]).

Kohlenstoffquelle.

Geprüft wurden Traubenzucker, Rohrzucker, Glyzerin, Chinasäure und Pepton (V—VII). Weder der c-Gehalt, noch der nach

1) Es ist auch aus der Arbeit von Pulst (1901) zu entnehmen, daß reiche Nahrung die Widerstandsfähigkeit der Pilze gegen schädliche Einflüsse ganz beträchtlich erhöht, und hier nicht näher zu besprechende Versuche haben mir gezeigt, daß der Substratverbrauch mit der Konzentration bedeutend steigt, wahrend der ökonomische Koeffizient abnimmt. Vom Nahrungsreichtum und der Tiefe der Nährflüssigkeit hängt daher die Lage der osmotischen und Wachstumsmaxima ab. In der Tat gelang es mir, *Aspergillus* sogar auf 200 ccm norm. × 2 + 40 *is.* (= 34%) $NaNO_3$ zu züchten, allerdings ohne Sporenbildung. In diesem Falle war also $c = 47{,}30$ *is.* = 213,3 Atm. Weder mit Salpeter noch mit Chlorcalcium konnte ich diese Hyphen plasmolysieren.

2) Vgl. Benecke, 1895, p. 491. — In folgendem Versuch wurde bei a die Verschlußwatte stark, bei b lose gedichtet:

3tägige Kulturen auf norm. Temperatur: 22° C.

a	jüngere Zellen:	$p = 17\%$ $NaNO_3$,	ältere Zellen: $p = 15\%$ $NaNO_3$.
b	„ „	$p = 23$ „ „	„ „ $p = 22$ „ „

den vorliegenden Erfahrungen festgestellte Nährwert, sondern schlechthin die osmotische Leistung der C-Quelle ist für die Turgorhöhe bestimmend. Wir wissen eigentlich garnicht, welche und ob immer dieselben chemischen Operationen die Turgorregulationen zustande bringen. Ein solches Resultat ist aber auffällig, weil die osmotisch wirksamen Stoffe doch organisch und stickstofffrei sind (v. Mayenburg). Das beweist, daß die Reaktion wesentlich durch die Höhe des osmotischen Reizes bestimmt wird.

Stickstoffquelle.

1) Bei Darbietung von 1% Zucker und 2% NH_4NO_3, Pepton, Asparagin, Harnstoff tritt die osmotische Beeinflussung deutlich hervor, doch sind die Verhältnisse schon deshalb nicht klar, weil zB. Pepton auch als C-Quelle fungieren kann, während Asparagin eine sehr schlechte C-Quelle darstellt. Aber schon bei einer Steigerung des Zuckergehaltes auf 5% werden alle Turgorwerte nahezu gleich und auf konzentrierten Lösungen bleibt der Turgor immer um 10—12 *is.* niedriger bei der Kombination Pepton + Zucker, während bei Gegenwart von Chinasäure Asparagin eine noch geringere Turgorentwicklung gestattet als Pepton. Auf konzentrierten Zucker- oder Glyzerinlösungen verschwinden die ernährungsphysiologischen Beeinflussungen der N-Quellen, indem nur die osmotische Leistung der C-Quelle maßgebend ist.

Daher wäre es unrichtig zu behaupten, die statisch erreichte Turgorhöhe sei von der Qualität oder Quantität der Nahrung immer unabhängig.

Temperatur.

Der osmotische Druck steigt bekanntlich wie der Gasdruck bei einer Temperaturzunahme um 1° um $\frac{1}{273}$. Nährlösungen entwickeln daher bei 42° einen Druck $c + \frac{c \cdot 30}{273}$, wenn c ihren Druck bei 12° bedeutet. Setzt man $c = 10$ *is.*, so berechnet man die osmotische Leistung derselben Lösung bei 42° zu 11,09 *is.* Da nun *Aspergillus* unter optimalen Bedingungen auf eine Zunahme des Außendruckes um 1 *is.* mit einer Turgorzunahme von ca. 4 *is.* (vgl. I—IV) zu antworten pflegt, so wird p von 30 *is.* bei 12° auf 34 *is.* bei 42° steigen[1]). Wie übrigens der Temperaturkoeffizient des osmotischen Druckes für verschiedene Substanzen nicht ganz gleich ist (Dieterici, 1892, p. 231), so kann der Temperaturkoeffizient des Turgors je nach den Bedingungen verschieden ausfallen, besonders nach der Konzentration der Außenlösung, mit deren Steigerung der Überdruck $p-c$ abnimmt, denn es kommt nur, wie van Rysselberghe (1899) nachwies, auf den Quotient der Zunahmen $\frac{d\,(p-c)}{dc}$ an.

Eine Temperatursteigerung beschleunigt aber viel stärker die Reaktionsgeschwindigkeit chemischer Reaktionen, insbesondere den Betriebsstoffwechsel, und es ist nicht ausgeschlossen, daß auf diesem Wege eine Beeinflussung des Turgors in Geltung tritt.

1) Angenommen, dieser Temperaturkoeffizient gelte auch für *Tradescantia*, so läßt sich aus den Zahlen van Rysselberghes (1899, p. 60) eine kaum meßbare Temperaturzunahme des Turgors erkennen, während dieser Forscher Steigerungen bis um 0,1 *is.* bei der Zunahme von 18° auf 37° vielfach beobachten konnte.

In der Tat hat sich ergeben (VIII), daß der Turgor von 12°[1]) an bis auf 42° C. fortwährend und stärker ansteigt, als es der Temperaturkoeffizient des osmotischen Druckes verlangt. Copeland (1896) hat bei Keimlingen festgestellt, daß die Turgorkurve in Funktion der Temperatur zwei Maxima bei 37° und bei 1—4° und ein Minimum bei 18° aufweist. Zwar trifft das vielleicht für Schimmelpilze auch zu, aus besagtem Grunde konnte ich es aber nicht direkt ermitteln.

Von anderen Einflüssen auf die statische Turgorhöhe erwähne ich noch die Substratreaktion. Sogleich nach der Keimung wurde ein Überschuß an NH-Ionen in der Nährlösung durch täglichen Zusatz von Na_2CO_3 erhalten. Der Turgor blieb, mit Ausnahme der Peptonkulturen, ceteris paribus um 5—10 *is.* niedriger als auf saurem Boden.

Auf 0,1% Chininchlorid enthaltenden Nährlösungen war der Turgor um 5—6 *is.*, bei Gegenwart von 0,5% Äther um 10—12 *is.* niedriger als auf norm. ohne solche Zusätze. Die beträchtliche Depression bei Äther kann aber auch die Folge der notwendigen festen Abschließung sein.

V. Turgorschwankungen nach einem isosmotischen Bedingungswechsel.

Die mannigfachen Variations- und Reizbewegungen, die auf Turgorschwankungen beruhen, lehren uns, daß der Turgor ohne Änderung der Außenkonzentration variieren kann. Ein Wechsel der Beleuchtung oder der Temperatur, ein Stoß usw. genügen in diesen Fällen, um eine Turgorschwankung auszulösen. Die Möglichkeit einer solchen Schwankung in Abwesenheit osmotischer Reize ist also auch für submerse Zellen gegeben, wenn man auch denken konnte, daß bei unseren Schimmelpilzen, so lange die Außenkonzentration keine Änderung erfährt, auch der Turgor unverändert bleibt.

Das ist der Fall, wenn man die Nährlösung gegen eine andere, isosmotische und isotrophische Lösung austauscht (IX), was am besten durch isosmotischen Wechsel der Kohlenstoffquellen gelingt, denn, wie gesagt, der Turgor hängt nur von der osmotischen Leistung der C-Quelle ab.

Entziehung der Nährstoffe.

Wenn man dagegen Pilze, die auf konzentriertem Substrat gewachsen sind, in eine isosmotische, aber nährstofffreie Lösung

1) Es gelang mir nicht, den zu Turgormessungen brauchbaren *Aspergillus* unter 12° zu züchten. Freilich liegt das Wachstumsminimum viel tiefer, nach Thiele (1896) bei 6—8° C. in Kulturen auf Zucker und Glyzerin.

überträgt, so erfährt der Turgor in den ersten Stunden eine kleine Erhöhung, um nachher langsam, aber tief zu sinken (X)[1]. Diese Senkung des plasmolytischen Wertes kann nur auf der tatsächlich (LXX—LXXI) zu beobachtenden, starken Verringerung der Turgordehnung der Zelle beruhen, denn der osmotische Druck bleibt unverändert oder scheint sogar nach 48 Stunden etwas zuzunehmen (LIII—LIV). Diese kleine Zunahme des osmotischen Druckes nach der Entziehung der Nährstoffe steht vielleicht damit in Beziehung, daß 4—5 Stunden nach diesem Wechsel des Substrates Vakuolen auch in den Spitzenzellen aufzutreten pflegen. Es ist denkbar, daß dabei durch Auflösung und Verarbeitung gequollener Bestandteile auch eine starke Abnahme des Quellungsdruckes des Protoplasmas stattfindet.

Der Abfall der Gesamtspannung beim Verhungern kommt aber wesentlich durch Verringerung der Turgeszenz zustande, während der Turgordruck ziemlich konstant bleibt. Ich konnte leider nicht entscheiden, ob dieses durch eine Kontraktion der Zelle erzielt wird. Es ist anzunehmen, daß in solchen Zellen, die wenig gedehnt sind und deren Protoplasma keinen zu berücksichtigenden Quellungsdruck besitzt, der Turgor beim Einsetzen eines isosmotischen Hungerzustandes keine Änderung erfährt.

Sauerstoffentziehung.

Eine ähnliche Turgorschwankung tritt ein, wenn man einen Wasserstoff- oder Kohlensäurestrom über die Pilze leitet (XI—XII). Zunächst steigt meistens der Turgor ein wenig und viele Hyphenspitzen platzen (vgl. Clark, 1888, p. 278; Lopriore, 1895, p. 577), aber schon in einer halben Stunde sinkt der Turgor ganz beträchtlich und zwar in jungen Zellen rascher als in älteren. Erneute Luftzufuhr läßt den Turgor wieder ansteigen, obwohl der frühere Wert nie erreicht wird. Dieses Spiel kann man beliebig wiederholen und die Veränderung fällt um so deutlicher aus, je konzentrierter die Nährlösung ist. Auf verdünntem Boden ist sie kaum meßbar, während auf norm. + 10 *is.* irgendwelcher Substanz die anfängliche Zunahme bis 3 %, die darauffolgende Senkung aber bis 30 % des früheren Wertes ausmachen kann.

---

1) Nach Fljoroff (1901, p. 273—274) und Kosinsky (1901, p. 140) wird die Atmung unter solchen Umständen stark reduziert.

Nun zeigten kryoskopische Versuche und Messung der Dimensionsänderung bei der Plasmolyse einer Anzahl Zellen, die im Wasserstoffstrom eine gewisse Zeit verweilt hatten, daß hier dieselbe Erscheinung vorliegt, wie im vorigen Falle. Der osmotische Druck bleibt nach der Sauerstoffentziehung auf konzentrierten wie auf verdünnten Substraten konstant (LV—LVI), während die Turgeszenz um so stärker verringert wird, je konzentrierter die Lösung ist; auf norm. war von vier Versuchen nur in zwei eine geringfügige Abnahme von kr meßbar. In einigen Zellen war aber eine Zunahme der radialen Dehnung (kr) bemerkbar. Darauf lege ich kein Gewicht, weil dieses Verhalten vereinzelt blieb. Jedenfalls ist es sicher, daß die Abnahme der Gesamtspannung nach der Sauerstoffentziehung in Zellen von *Aspergillus* nur von einer Verringerung der Wanddehnung verursacht wird (LXXII bis LXXIII). Denn der durch Anwesenheit toter Zellen verursachte Fehler kann in diesem Falle, wo Konstanz des osmotischen Druckes der Pilzdecke gefunden wurde, den Wert der kryoskopischen Messungen nicht herabsetzen.

Aus Versuchen von Klemm, worüber Pfeffer in seiner Energetik (p. 241—242) berichtet, ergab sich, daß in Keimlingen bei der Sauerstoffentziehung keine Änderung der Turgorspannung stattfindet. Nun bildet dieser Befund keinen Kontrast zu meinen Beobachtungen, weil in Keimlingen die Turgordehnung viel geringer als in unseren Objekten ist und der Turgordruck nur durch osmotische Spannung entwickelt wird (XLIX). Außerdem wäre es zu berücksichtigen, daß in einem aus turgeszenten und nicht turgeszenten Geweben bestehenden Organ die meßbare Turgordehnung nur eine Resultante darstellt, während, wie Schwendener und Krabbe nachwiesen, die Turgordehnung lebender Zellen auch in ausgewachsenen Zonen beträchtlich hoch sein kann.

Jedenfalls wird in solchen Objekten eine Turgorschwankung auch darum nicht zu konstatieren sein, weil in Zellen, deren Turgor wenige *Is.* beträgt, eine in dem bei *Aspergillus* gefundenen Verhältnis sich bewegende Schwankung plasmolytisch kaum meßbar sein dürfte, um so mehr als zB. bei höheren Pflanzen nach van Rysselberghe (1899, p. 47) die Turgorregulationen sehr langsam verlaufen.

Es ist daher wohl anzunehmen, daß in Algen oder nichtembryonalen Zellen höherer Pflanzen die Entziehung des Sauerstoffes keine Änderung der Turgorspannung bewirkt. Bei Pilzen wird

dagegen bei einer solchen Behandlung die Turgeszenz, nicht aber der Zelldruck verringert, ebenso wie nach der Entziehung der Nährstoffe, allerdings mit dem Unterschied, daß diese Turgorschwankung im ersten Falle in Minuten, im zweiten in Stunden abläuft und bei der Sauerstoffentziehung nur auf konzentrierten Substraten gut bemerkbar ist, d. h. nur dann, wenn die Turgordehnung der Zellhaut ca. 30% übertrifft.

Darüber, wie diese Schwankungen der Turgeszenz ohne Änderung der osmotischen Spannung zustande kommen, wollen wir uns nicht weiter auslassen. Es läßt sich jedoch schon aus einer weiteren Tatsache der Schluß ziehen, daß wesentlich im Protoplasma und nicht in der Zellwand die Variation stattfindet.

Entzieht man nämlich den Sauerstoff und die Nährstoffe gleichzeitig (XIII), so sinkt der Turgor nicht, sondern steigt langsam bis zum Tode, der bei allen Zellen innerhalb 2—3 Stunden eintritt.

Nun ist eine ähnliche prämortale Turgorsteigerung von Boulet (1899) für zerfallende, von Haberlandt (1902) für aus dem Gewebeverbande losgetrennte, von mir (1903) für intensiv albikante Protoplasten beschrieben worden, d. h. für Zellen, worin Turgorschwankungen wesentlich durch Variationen des Turgordruckes hervorgerufen werden[1]). Es läßt sich denken, daß vor dem Tode in allen Zellen eine Zunahme der Turgorkraft stattfindet. Indes verliert dadurch die Verschiedenartigkeit der Reaktion bei *Aspergillus* kaum an Interesse und zeigt, daß der jeweilige Zustand des Protoplasmas dabei maßgebend ist.

Allgemein möchte ich bemerken, daß bei unseren Objekten eine Variation der Dehnungsgröße des Protoplasmas ohne Änderung der elastischen Eigenschaften der Zellhaut wohl denkbar ist. Denn in den jüngsten, mit Plasma erfüllten Zellen von Schimmelpilzen kann die Dehnbarkeit der Membran nicht allein über die Dehnungsgröße der Zelle entscheiden, weil das Protoplasma mit seiner eigenen Kohäsionskraft einen und zwar keinen konstanten Widerstand entgegensetzt. So möchte ich daran erinnern, daß nach der Übertragung einer Pilzhyphe in eine verdünntere Lösung[2])

1) Für albikante Protoplasten habe ich (1904) inzwischen den Nachweis erbracht, daß es sich wirklich um eine Zunahme des osmotischen Druckes des Zellsaftes handelt.

2) Vgl. Pfeffer, 1901, p. 35. Diese Tatsache, sowie die Beziehungen zwischen Turgor und Wachstum bei Schimmelpilzen und Pollenschläuchen werden in neben dieser in Leipzig ausgeführten, in italienischer Sprache demnächst erscheinenden Arbeiten behandelt.

meistens keine Aufblähung der Zellen stattfindet. Damit wird noch nicht bewiesen, daß die Zellwand bereits bis auf die Elastizitätsgrenze gedehnt war, wohl aber nur, daß das Protoplasma einer weiteren Ausdehnung entgegenstrebt.

Wir können uns dieses eigentümliche Verhalten folgendermaßen vorstellen.

Denken wir uns eine trockene Holzstange (Protoplasma) und eine Eisenstange (Zellwand) aneinander befestigt. Bei dem Einlegen in Wasser bewirkt das Aufquellen des Holzes eine Dehnung der Eisenstange. Erfolgt jetzt durch einen Zug eventuell keine weitere Ausdehnung des Ganzen, so können wir doch nicht sagen, daß die Eisenstange bereits bis zur Elastizitätsgrenze gedehnt ist, denn die bei weitem weniger dehnbare Holzstange setzt einen Widerstand der Ausdehnung entgegen.

Ein ähnliches System haben wir wahrscheinlich in den jüngsten Zellen der Schimmelpilze, während in ausgewachsenen Zellen höherer Pflanzen und überhaupt in stark vakuolisierten Zellen die mechanischen Eigenschaften der Zellwand allein die Zelldehnung bestimmen, da der überaus dünne Protoplasmaschlauch keinen merkbaren Widerstand entgegensetzen kann. Daraus läßt sich möglicherweise das verschiedene Verhalten der jungen Zellen von Schimmelpilzen und anderer, stark vakuolisierter Zellen bei Turgorschwankungen erklären.

Temperaturwechsel.

Eine Turgorschwankung ohne Änderung der Außenkonzentration erfolgt bei *Aspergillus*, wenn man bei 22° C. entwickelte Pilzflocken auf Portionen desselben Substrates bei Temperaturen von 42°, 32°, 22°, 12°, 2° C. versetzt. Dann steigt der Turgor innerhalb 4—5 Stunden gegen beide Extreme hin (XIV), was den oben angeführten Angaben Copelands völlig entspricht. Die Turgorzunahme infolge einer Temperatursteigerung hängt wohl größtenteils von physikalischen Momenten ab, wie es erörtert wurde, während die Turgorzunahme infolge der inframinimalen Abkühlung wahrscheinlich mit der soeben erwähnten prämortalen Turgorsteigerung zusammenfällt.

VI. Turgorregulationen nach einer Abnahme der Außenkonzentration.

Nach Eschenhagen (1889, p. 34—38) kann *Aspergillus* eine solche Verdünnung der Nährlösung, die noch kein Zersprengen der Zellen bewirkt, sehr gut ertragen. Bei einem Sprung aus 40% in 6—7% Traubenzucker war nach 3—4 Stunden der Turgor schon entsprechend reguliert, oder er hatte sogar einen tieferen Stand genommen als den nach 24 Stunden erreichten. Bei *Tradescantia* fand van Rysselberghe (1899, p. 56—58) eine ausgesprochene Fähigkeit, den Turgor nach einer Abnahme der Außenkonzentration herabzusetzen, aber er gibt leider nicht an, in welcher Zeit der Endzustand erreicht wurde. Weiteres über den Verlauf und die Beeinflussung der Katatonose[1]) durch äußere Faktoren war nicht bekannt.

In meinen Versuchen waren die Pilze auf norm. + 10 *is.* KNO_3, resp. NaCl, $MgSO_4$ (= 36,85% $MgSO_4$ + 7 aq.), $CaCl_2$ (= 13,85% $CaCl_2$ + 2 aq.), Traubenzucker (Merck), Glyzerin (= 14,6% Glyzerin aus dem Handel) und zwar in den plasmolytischen Versuchen auf 10 ccm., in den kryoskopischen auf 200 ccm Nährlösung gezüchtet. Nach Messung von p wurden in den plasmolytischen Versuchen mit Hilfe einer bis an den Boden des Kolbens reichenden, dünn ausgezogenen Pipette 10 ccm norm. zufließen gelassen. Auf diese Weise blieben die jungen, sehr empfindlichen Pilzflocken unberührt. Die Konzentrationsabnahme betrug genau 5 *is.* Es wurde immer beachtet, daß die Kulturen sehr jung waren und nur wenige Pilzflocken enthielten, damit zuvor keine bedeutende Konzentrationsänderung im Substrat stattfinden konnte. In den kryoskopischen Versuchen wurde meistens die ganze Decke übertragen, wobei der Sprung gewöhnlich 10 *is.* betrug.

Verlauf.

Mit erstaunlich großer Geschwindigkeit sinkt der Turgor bei *Aspergillus* nach einer Konzentrationsabnahme im Substrat (XV bis XVII), innerhalb ungefähr einer halben Stunde ist der niedrigste Wert schon erreicht. Der Verlauf der Turgorabnahme ist aber bei allen erwähnten Stoffen entsprechender Konzentration ziemlich gleich, d. h. von deren Qualität unabhängig. Der Turgor sinkt bis zu einem „Talwert“, um nachher sofort und zwar um mehrere

---

1) Als „Katatonose“ bezeichnet van Rysselberghe (1899, p. 76) den selbstregulierten Turgorabfall nach einer Konzentrationsabnahme in der Außenlösung. Neuerdings hat Miehe (1902, p. 45) das Wort „Tonus“ anstatt „Stimmung“ angewandt und bezeichnet als katatonisch diejenigen Reaktionen, die zur Herabsetzung einer Leistung oder Fähigkeit führen.

is. wieder anzusteigen, dann wieder zu fallen. Von diesen nachträglichen Schwankungen, die offenbar eine ähnliche Erscheinung wie die Nachwirkungen der Bewegungen von Laubblättern (Pfeffer, 1875) oder Ranken (Fitting, 1903) darstellen, sind meistens mehrere mit Sicherheit zu beobachten, die mit sich verringernder Amplitude erst in ein bis zwei Tagen ausklingen. Genauer konnte ich sie nicht studieren, weil in jeder Zelle einer und derselben Hyphe die Turgorregulation mit verschiedener Geschwindigkeit verläuft. Es bleibt aber sichergestellt, daß auf die Turgorschwankung Nachwirkungen folgen, die mit immer kleinerer Geschwindigkeit und Amplitude ausklingen[1]).

Auch die Turgordehnung war schon zwei Stunden nach der Verdünnung der Nährlösung bedeutend verringert (LXXIV). Da, wie schon angegeben, bei einer solchen Abnahme des äußeren Druckes meistens keine Aufblähung der Zellen stattfindet, so könnte man denken, daß das Protoplasma dabei einer Ausdehnung zustrebt, wohl aber ohne sein Volumen in meßbarem Grade zunehmen zu lassen.

Wie dem auch sei, so kann man doch die Annahme nicht von der Hand weisen, daß der erste Turgorabfall (und wohl auch die Nachwirkungen) bei der Katatonose hauptsächlich durch Änderung der Turgordehnung zustande kommt. Denn, obwohl eine Verdünnung der Kulturflüssigkeit auch in toten Decken eine Abnahme von $\triangle$ wegen der Verdünnung der Imbibitionsflüssigkeit bewirkt, so läßt doch die Änderung des osmotischen Überschusses $\triangle - \triangle'$ schließen (LVII—LIX), daß der osmotische Druck viel langsamer als p abnimmt. Ich habe diese Erscheinung nicht weiter verfolgt, es trat allerdings schon hervor, daß in 5—6 Stunden auch der osmotische Druck reguliert ist.

Einfluß des Alters.

Man muß allerdings berücksichtigen, daß in so alten Zellen, wie sie bei den kryoskopischen Versuchen zur Verwendung kamen, die Regulationsfähigkeit bedeutend verringert ist. So schwankt in

1) Dieselben Resultate wurden mit *Penicillium* und *Botrytis*, sowie mit *Aspergillus flavus* erhalten. Bei *Penicillium* fallen die Turgorwerte ungefähr gleich hoch wie bei *Aspergillus*, bei *Botrytis* um $^1/_8$ bis $^1/_5$ des unter gleichen Umständen bei *Aspergillus* herrschenden Turgors kleiner aus (nicht etwa um ein konstantes Verhältnis bei jeder beliebigen Konzentration), was möglicherweise mit dem größeren Zelldurchmesser bei *Botrytis* zusammenhängt. Siehe III. Kapitel.

Spitzenzellen der Turgor rascher und mit größerer Amplitude als in Gliederzellen[1]), während in älteren Zellen meist die Nachwirkungen verschwinden, was wohl auch mit der natürlichen Turgorsenkung zusammenhängen kann. Beim Altwerden nimmt die Anzahl Zellen zu, die bei einer Verdünnung der Außenlösung absterben. Im allgemeinen vermögen nur wachstumsfähige Hyphen ihren Turgor im angegebenen Maße zu regulieren.

Verdünnungsgrad.

Übrigens verläuft die Katatonose auch je nach der Höhe des Konzentrationssprunges ganz verschieden. Leider pflegen schon bei einem Sprung um 5 *is.* im osmotischen Druck der Außenlösung so viele Zellen, besonders junge Spitzen, zu platzen, daß bei größerem Konzentrationsgefälle die Messungen unsicher oder unmöglich werden, um so mehr, als bei unseren Pilzen auf den Tod der Spitzenzelle der Tod der ganzen Hyphe sehr oft zu folgen pflegt. Indessen konnte ich schon feststellen, daß je höher der Sprung ist, desto ausgiebiger und zahlreicher die nachträglichen Turgorschwankungen ausfallen und umgekehrt, sodaß dieselben bei einer Verdünnung um 1 bis 2 *is.* kaum meßbar werden; die Kurve neigt also zur Abplattung und es wurde in der Tat schon gesagt, daß Übertragung in isosmotische (und isotrophische) Lösung keine Turgoränderung bewirkt.

Einfluß der Temperatur (XVIII).

Im Bereiche von 12° bis 42°, der Temperaturgrenze für die Entwicklung von *Aspergillus* auf konzentrierten Lösungen, wirkt die Temperatur nur insoweit ein, als die Geschwindigkeit und der Gang der Turgorabnahme vom Ausgangswert abhängen. Bei 32° und 42° ist aber das Wachstum so lebhaft und nach dem Versetzen in verdünntere Lösung tritt so schnell Sporenbildung ein, daß die Nachwirkungen in rascherem Tempo erfolgen und bald ausklingen. Der Endwert ist innerhalb wenig mehr als 10 Stunden bereits eingestellt.

Unterhalb 10° wird dagegen die Zelltätigkeit derart verhindert, daß der Turgor erst in 2—3 Tagen den Endwert erreicht; ob

---

1) Eschenhagen hat schon beobachtet (1889, p. 35—38), daß der Endwert in jungen, insbesondere in den neugewachsenen Zellen, früher als in Gliederzellen erreicht wird.

nachher Nachwirkungen noch stattfinden, konnte ich nicht feststellen, weil in der Zeit die meisten Zellen abzusterben pflegen. Allerdings hat van Rysselberghe (1901) schon nachgewiesen, daß osmotische Zellvorgänge viel langsamer bei 0° verlaufen als bei 20—30°. Die von mir beobachtete Verzögerung ist aber unvergleichlich stärker und ich neige der Ansicht zu, daß chemische Reaktionsgeschwindigkeiten dabei noch mehr als osmotische Vorgänge beeinflußt werden.

Nahrung.

Von der Qualität der C- und N-Quelle ist die Katatonose unabhängig, nur bleibt der Endwert auf Zucker + Pepton und auf alkalischen Lösungen entsprechend niedriger (vgl. Kap. IV).

Das Fehlen jedes Nährstoffes in der verdünnteren Lösung ändert auch nicht den Verlauf der Katatonose, nur die Nachwirkungen werden stark reduziert oder fehlen ganz und der Endwert bleibt tiefer (XIX). Dieses kann aber noch nicht beweisen, daß die nachträglichen Schwankungen auf nährstoffhaltigen Lösungen durch den neuen Nährstrom hervorgerufen werden, denn wenn dieses auch für die erste Schwingung plausibel erscheint, so würden doch die folgenden damit unaufgeklärt bleiben. Im Hungerzustande wird die beim Turgorabfall freiwerdende Energie wahrscheinlich sofort für anderweitige Prozesse benutzt.

Das Entziehen des Sauerstoffes (XX—XXI) verhindert die absteigende Turgorregulation auch nicht, denn der Turgor sinkt in 20—40′ sogar tiefer als bei Sauerstoffgegenwart. Nachwirkungserscheinungen sind auch bei reichlicher Zufuhr von Zucker oder Glyzerin nicht zu beobachten. Läßt man Luft wieder zu, so schwillt der Turgor langsam, manchmal in mehr als 24 Stunden, bis zu dem der neuen Konzentration entsprechenden Wert an. Da aber inzwischen fast alle früher vorhandenen Zellen absterben und neue entstehen, so konnte ich nicht feststellen, ob vielleicht jetzt die im anaeroben Zustande unterdrückten Nachwirkungen

1) Van Rysselberghe (1901, p. 185) gibt an, der Rückgang der Plasmolyse dauere bei 0° achtmal länger als bei 30° C. Angenommen, bei Pilzen gelten dieselben Verhältnisse wie bei höheren Pflanzen, so sollte in meinen Versuchen die Turgorabnahme, anstatt 30 Minuten bei 20°, 4 Stunden bei 0° dauern; dieser Vorgang brauchte aber bei 0° etwa die zehnfache Zeit. Diese beiden Erscheinungen sind insofern vergleichbar, als auch die Deplasmolyse bei *Aspergillus* keine einfache Endosmose darstelllt, sondern eine aktive Regulation voraussetzt, wie es weiterhin gezeigt wird.

zustande kommen; es fehlen mir auch Anhaltspunkte, um den aus diesem Resultat sich erhebenden Einwand zu beseitigen, daß die Katatonose als aktiver Vorgang durch Sauerstoffabschluß verhindert werden sollte. Man kann aber entgegnen, daß der Sauerstoffentzug auch ohne Abnahme der Außenkonzentration einen beträchtlichen Turgorabfall bewirkt (Kap. V).

Anästhetica und Chinin.

Äther (1 %), Chloroform (1 pro 1000), Chloralhydrat (0,5 %), Chininsulfat (0,5 %), Chininchlorid (0,5 %) beschleunigen bei guter Nahrung die Katatonose und reduzieren die Nachwirkungen. Wenn aber die neue, verdünntere Lösung keinen Nährstoff enthält, so pflegt der Turgor (auch bei *Penicillium*) bei Gegenwart von Äther weniger abzunehmen als bei Anwesenheit eines solchen. Sogar das für hungernde Schimmelpilze charakteristische Wachstum in Form ganz dünner Hyphen tritt früher und etwas üppiger ein bei Gegenwart von Äther (XXIII–XXIV). Es ist denkbar, daß Äther anfänglich nur als Narcoticum einwirkt, während er später in Hungersnot von den Zellen als osmotisch wirksamer Stoff benutzt wird.

Auch die Regulation des osmotischen Druckes wird durch Äther (1 %) erweitert und beschleunigt (LXI).

VII. Turgorregulationen nach einer Zunahme der äußeren Konzentration.

Nach Wortmann (1889, p. 221) und Sokolowa (1897) wird das Wachstum von Wurzelhaaren nach Übertragung in eine Rohrzuckerlösung sistiert; dabei platzen manche Haare und in den übrigen steigt der Turgor rasch um einige Prozente Rohrzucker. Bei höheren Pflanzen wurde Turgorzunahme nach einer Steigerung der osmotischen Leistung des Substrates von Stange (1892, p. 275–276) und van Rysselberghe (1899) beobachtet. Es wurde aber hauptsächlich von Eschenhagen (1889, p. 38) gezeigt, welche hohe Anpassungsfähigkeit in dieser Richtung *Aspergillus* zukommt; es stieg zB. in einem Versuche die Außenkonzentration in 2h 30′ von 1 auf 34 % Traubenzucker und der Turgor von 8,5 auf 32 % $NaNO_3$ in den jungen, auf 23 % $NaNO_3$ in den älteren Zellen; nach weiteren 24 Stunden war der Turgor in allen Zellen gleich 32 % $NaNO_3$.

Ich richtete nun meine Aufmerksamkeit auf den Verlauf dieses Vorganges und die mögliche Beeinflussung desselben durch verschiedene Faktoren, sowie auf den Anteil, welchen Änderungen des osmotischen Druckes sowie des Dehnungsgrades der Zelle daran haben können.

Die Pilze waren auf norm. gewachsen, und die hinzugefügte Lösung enthielt meistens 10 *is.* KNO_3, resp. NaCl, $MgSO_4$, $CaCl_2$, Glyzerin, Traubenzucker. Im übrigen war die Technik dieselbe wie bei dem Studium der Katatonose.

Verlauf.

Der Verlauf der Regulation der Gesamtspannung (p), die man mit van Rysselberghe (1899, p. 69) kurz als Anatonose bezeichnen kann[1]), ist unter normalen Bedingungen bei den erwähnten Konzentrationsstoffen nicht gleich (XXIV—XXIX). Der Turgor steigt anfänglich sehr langsam[2]), dann etwas rascher, später wieder langsam bis zur Erreichung eines „Bergwertes", um nachher meistens etwas zu sinken. Es wird ein um so höherer Bergwert erreicht, je größer die Schnelligkeit der Turgorsteigerung ist.

Um diese Verhältnisse zu veranschaulichen, habe ich in folgenden Tabellen die Resultate der Versuche XXIV—XXIX zusammengestellt.

In den Spitzenzellen und jüngsten Gliederzellen wurde

nach einem Zusatz von	der Bergwert erreicht	der Endwert eingestellt
5 *is.* Traubenzucker	zwischen 24 u. 48 Std.	innerhalb 72 Std.
„ Magnesiumsulfat	„ 12 „ 24 „	„ 48 „
„ Chlorcalcium	„ 12 „ 24 „	„ 48 „
„ Kalisalpeter	„ 4 „ 6 „	„ 48 „
„ Chlornatrium	„ 4 „ 6 „	„ 48 „
„ Glyzerin	„ 2 „ 4 „	„ 24 „

Bildet man die Verhältnisse $\frac{dp}{dc}$ Bergwert und $\frac{dp}{dc}$ Endwert, wo dp die Zunahme des Turgors und dc die Zunahme der Außenkonzentration bedeuten, so findet man

1) Von Miehe (1902, p. 45) wird als anatonisch jede Reaktion bezeichnet, die zu einer Steigerung bereits vorhandener Leistungen oder Fähigkeiten führt.

2) Auf Zucker fängt der Turgor erst 1—2 Stunden nach der Konzentrationszunahme an zu steigen.

nach einem Zusatz (*dc*) von	$\frac{dp}{dc}$ Bergwert in jungen	alten	$\frac{dp}{dc}$ Endwert in jungen	alten Zellen
5 *is.* Traubenzucker	3,77	3,54	3,77	3,54
„ Magnesiumsulfat	3,77	3,77	3,54	3,54
„ Chlorcalcium	3,54	3,30	3,06	3,06
„ Kalisalpeter	4,01	4,01	3,30	3,54
„ Chlornatrium	4,01	4,01	3,30	3,54
„ Glyzerin	4,95	4,48	3,54	3,54

Man kann nicht, wie früher für die Katatonose. sagen, daß die Geschwindigkeit und der Verlauf der anatonischen Turgorregulation von der Qualität der Stoffe, deren Konzentration im Substrat zunimmt, unabhängig ist. Eine Abstufung vom Traubenzucker bis auf das Glyzerin ist kaum zu verkennen.

Anknüpfend an dieses Ergebnis war es wichtig festzustellen, ob eine Beziehung zwischen Permeabilität und Anatonose besteht. Um diese Frage zu lösen, wurden Substanzen dargeboten, die nach den bisherigen Erfahrungen das Glyzerin in dieser Hinsicht übertreffen. Als solche wurden einwertige Alkohole gewählt, die nach Overton (1897. p. 181; 1899 usw.) durch die Plasmahaut momentan durchwandern.

Der in Wasser sehr wenig lösliche Gärungsamylalkohol wurde auch angewandt, um zu sehen, ob die eventuell zu beobachtende Turgorsteigerung nur als eine Reizwirkung der auch als Gifte einwirkenden Alkohole anzusehen ist. Denn, während Amylalkohol wegen der geringfügigen Wasserlöslichkeit eine viel geringere osmotische Reizwirkung ausüben wird, als die niedrigeren Alkohole, sollte es als ca. 13 mal so starkes Gift wie der Methylalkohol (nach Vandevelde, 1900. p. 131) doch eine beträchtliche Turgorzunahme bewirken.

Außerdem wurden Versuche mit Äther ausgeführt, der nach Overton einen die Plasmahaut momentan durchwandernden Körper und gleichzeitig ein starkes Narcoticum darstellt.

Die Anordnung folgender Tabelle. welche die Ergebnisse der als No. XLII—XLVII angeführten Versuche bringt, ist aus den vorher aufgestellten Tabellen leicht zu verstehen.

Zusatz		In jung. Zellen wurde erreicht der Bergwert in ca.	Endwert in ca.	$\frac{dp}{dc}$ Bergwert junge	alte	$\frac{dp}{dc}$ Endwert junge	alte Zell.
0,5% Methylalkohol	= 1,04 *is.*	10—20′	40—50′	5,67	4,52	3,40	3,40
1 „ Äthylalkohol	= 1,44 „	20—30′	2—3 h	7,37	6,27	3,27	2,45
1 „ Isopropylalkohol	= 1,11 „	20—30′	2—3 h	20,19	19,13	3,09	2,12
1 „ Isobutylalkohol	= 0,90 „	20—30′	1—2 h	39,33	32,77	3,93	3,93
? Gärungsamylalkohol	= ?	10—20′	3—4 h	—	—	—	—
1 „ Äthyläther	= 0,90 „	—	10—20′	3,93	(6,55)	3,93	(6,55)

Aus diesen Versuchen ist zunächst zu ersehen, daß die Zugabe eines momentan eindringenden Stoffes ähnliche Erscheinungen hervorruft, wie die Zufuhr der oben erwähnten Stoffe; nur vollzieht sich alles in bedeutend kürzerer Zeit und wird ein viel höherer Bergwert erreicht. Um diesen Vergleich zu erleichtern, berechnen wir aus den Zahlen der Versuche XXIV bis XXIX und XLII bis XLV, um wieviel *is.* bezw. Atmosphären der Turgor nach Zusatz eines *is.* der angegebenen Stoffe in einer Minute stieg. In der folgenden Tabelle bedeutet dc die im konkreten Falle eingetretene Konzentrationszunahme, dp Bergwert die entsprechende Turgorsteigerung bis zum Bergwert in jungen Zellen von *Aspergillus*, t die dazu verbrauchte Zeit. Aus der sukzessiven Division von dp durch t, und von diesem Quotienten durch dc, wurden die in der letzten Kolumne verzeichneten Werte erhalten.

Versuch	dc		dp Bergwert	t	Zunahme von p bei $t = 1'$, $dc = 1$ *is.*	
XXVIII.	5	*is.* Traubenzucker	18,88 *is.*	ca. 30 Std.	ca. 0,0019 *is.*	= 0,008 Atm.
XXVI.	5	„ Chlorcalcium	17,70 „	„ 16 „	„ 0,0036 „	= 0,016 „
XXV.	5	„ Magnesiumsulfat	18,88 „	„ 15 „	„ 0,004 „	= 0,017 „
XXIII.	5	„ Chlornatrium	20,06 „	„ 5 „	„ 0,013 „	= 0,056 „
XXIV.	5	„ Kaliumnitrat	20,06 „	„ 4 „	„ 0,016 „	= 0,07 „
XXVII.	5	„ Glyzerin	24,78 „	„ 2 „	„ 0,04 „	= 0,17 „
XLI.	1,04	„ Methylalkohol	3,54 „	„ 10 Min.	„ 0,33 „	= 1,4 „
XLII.	1,44	„ Äthylalkohol	10,62 „	„ 18 „	„ 0,4 „	= 1,7 „
XLIII.	1,11	„ Isopropylalkohol	24,78 „	„ 20 „	„ 1,1 „	= 4,8 „
XLIV.	0,90	„ Isobutylalkohol	35,40 „	„ 20 „	„ 1,9 „	= 8,6 „

Alle diese Stoffe bilden also eine stetige Abstufung in bezug auf ihren Einfluß auf die Geschwindigkeit der Turgorsteigerung. Die p. 334—336 angeführten Tabellen zeigen auch, daß von der Geschwindigkeit der ersten Turgorzunahme das Überschreiten der Gleichgewichtslage abhängt. Auch bei der Katatonose sind die Lage des „Talwertes“, die Anzahl und die Amplitude der nachträglichen Schwankungen durch die Geschwindigkeit des ersten Turgorabfalles nach

der Verdünnung des Substrates bestimmt. Ein Unterschied liegt darin, daß bei der Katatonose diese Erscheinungen von der Höhe des Konzentrationssprunges, bei der Anatonose von anderen Verhältnissen bedingt werden.

Das wichtigste scheint die Permeabilität der Plasmahaut für die dargebotenen Stoffe zu sein. Vom Kaliumnitrat bis auf den Isobutylalkohol tritt der Einfluß der Lipoidlöslichkeit[1]) deutlich hervor. Protoplasten von *Aspergillus* sind ja bekanntlich sehr fettreich und die bei weitem geringere Wirkung von Amylalkohol im Vergleich zum Butylalkohol beruht möglicherweise auf seiner geringfügigen Löslichkeit in Wasser, wohl auch auf seiner Wirkung als Narcoticum. Dieses gilt besonders für Äther, denn trotz der schnellen Turgorzunahme wird die Gleichgewichtslage nach dem Ätherzusatz nicht überschritten.

In bezug auf die Abstufung der niederen Glieder unserer Skala ließe es sich denken, die mächtige, aufgequollene Plasmaschicht komme in den jüngsten Zellen von *Aspergillus* in Betracht; dann wäre es nicht ausgeschlossen, daß die wasserentziehende Wirkung obiger Stoffe der osmotischen Reaktion im Organismus widersteht. Außerdem ist es zu berücksichtigen, daß die Permeabilitätsverhältnisse für Zucker und die anderen Salze verschieden sein können. Diese Annahme steht ja in keinem Widerspruch zu der Overtonschen Theorie, welche nur die rasche Aufnahme verschiedener Substanzen zu erklären sucht. Es wäre verkehrt, an der Hand der Overtonschen Ausführungen absolute Impermeabilität für nicht lipoidlösliche Stoffe zu postulieren. In der Tat stellt das Protoplasma ein Gemisch kristallinischer und kolloidaler Stoffe dar, welches Wasser in beträchtlicher Menge enthält und muß a priori auch für solche wasserlösliche Stoffe durchlässig sein, die in Lipoiden unlöslich sind (vgl. Pfeffer, 1901, p. 342—343).

Daß die Imbibitionsverhältnisse des Protoplasmas in unseren Objekten dabei mitspielen können, wird vielleicht dadurch gezeigt, daß nach Zusatz von Alkoholen zu unversehrten Protoplasten von *Aspergillus* die Vakuolen in den jüngsten Zellen momentan verschwinden, um nach einiger Zeit (15—30′) wieder zu erscheinen.

1) Bekanntlich ist von Overton (1895—1901) auf Grund eines umfangreichen Beobachtungsmateriales die Theorie aufgestellt worden, daß ein Körper um so rascher durch die Plasmahaut hindurchwandere, je löslicher er in den sog. Lipoiden sei, d. h. in den cholesterin- bezw. lecithinartigen Fetten, die fast jedes Protoplasma tatsächlich imprägnieren.

Dieses kann darin seinen Grund haben, daß diese Substanzen zuerst nur die Hautschicht, nicht aber die Vakuolenhaut passieren, wobei ihre Anhäufung im Protoplasma einen Wasseraustritt aus den Vakuolen zur Folge haben würde.

Freilich muß man dabei die Rolle der Oberflächenspannung (Kap. III) nicht übersehen. Durch Quincke wurde gezeigt, daß Ausbreitung von Alkohol die Oberflächenspannung von Wasser auf 0,048 g-cm^{-1} verringert. Setzt man diesen Wert in die Gleichung p. 311 ein, so wird $s_1 - s_2$ negativ, d. h. der Druck 0,3092 kg-cm^2 wird frei und lastet auf der Zellhaut[1]). Von dieser plötzlichen Abnahme der Oberflächenspannung kann das Schwinden der Vakuolen bedingt werden. Es ist bekannt, daß Alkoholzusatz Eiweißschäume zerstört[2]). Ferner muß sich nach der [7.] Gleichung Kauflers (1903) ein dem Zentraldruck entsprechender Alkoholüberschuß im Protoplasma anhäufen, d. h. der schon starke Teilungsquotient von Alkohol zwischen Protoplasma und Außenlösung wird durch die Existenz der Oberflächenspannung noch weiter erhöht.

Tatsächlich wurde eine Steigerung des osmotischen Druckes sowohl nach Zusatz von Alkohol (LXVI) wie von Salpeter oder Kochsalz (LXI—LXIII) beobachtet, im ersten Falle war aber schon innerhalb 1—2 Stunden der jeweils höchste Wert von $\triangle - \triangle'$ erreicht, während nach Salzzufuhr der osmotische Druck viel langsamer und zwar noch langsamer als p stieg und erst in einigen Tagen den Endwert erreichte[3]).

Allerdings variierten die Dehnungskonstanten der jungen Zellen gleichsinnig mit dem osmotischen Drucke und zwar nahmen sie nach Zusatz von 10 $\dot{\imath}s.$ KNO_3 innerhalb 8 Stunden zu, um ungefähr denselben Wert zu erreichen, den sie bei der Kultur auf norm. + 10 $\dot{\imath}s.$ KNO_3 aufzuweisen pflegen (LXXV). Dagegen war eine solche Zunahme der Dehnungsgröße der Zellen nach

---

1) Man darf aber nicht glauben, daß diese plötzliche Druckzunahme der einzige Grund des nach Alkoholzusatz häufig eintretenden Zellplatzens sei, denn, um eine Spitzenzelle von *Aspergillus* durch bloßen Binnendruck zum Platzen zu bringen, muß der Druck mindestens 8—9 kg-cm^2 betragen. Eigene Untersuchungen darüber erscheinen demnächst in einer italienischen Arbeit.

2) Die Oberflächenspannung dürfte bei der Vakuolenbildung eine gewisse Rolle spielen, wie die Untersuchungen von Ramsden (1894) und besonders von Zawidski (1903) vermuten lassen.

3) In bezug auf diese Tatsache können Zweifel nicht bestehen, weil der Imbibitionsfehler (Kap. II) bei kryoskopischen Messungen eine gewisse Grenze nicht überschreiten kann, welche beim Verweilen auf der neuen Lösung bald erreicht wird.

Zusatz von Alkohol nicht deutlich zu beobachten, wohl infolge der ungeheuren Schnelligkeit, mit der in diesem Falle der Turgor steigt und wieder fällt[1]).

Immerhin ist es sicher, daß auch die Variation der Größe der Turgordehnung bei der Anatonose mitspielt. Wie und warum die Zellwand bei einer Verringerung des Überdruckes $p-e$ gerade gedehnt wird, entzieht sich vorläufig einer näheren Fassung.

Jedenfalls zeigen die soeben besprochenen kryoskopischen Versuche, daß im wesentlichen dieselben Erscheinungen, d. h. eine Druckregulation, nach Zusatz von Alkoholen wie nach Zufuhr eines Salzes oder Zuckers hervorgerufen werden. Ein weiteres Argument zugunsten dieser Auffassung ergibt sich aus der durch die Tabellen p. 336 veranschaulichten Tatsache, daß nach Einstellung des Gleichgewichtszustandes die erzielte Turgorzunahme sich von der Qualität der zugeführten Stoffe unabhängig erweist. Unter jenen bestimmten Bedingungen und zwar in einem Konzentrationsgebiete von 3—8 *is.* blieb $\frac{dp_{\text{Endwert}}}{dc}$ ziemlich konstant, gleich rund 3—3,5 *is.*

Damit wird gezeigt, daß die Qualität der zugeführten Stoffe nur auf die erste Phase der anatonischen Reaktion einen Einfluß ausübt, während das Endergebnis der Reaktion nur von der Größe der osmotischen Variation abhängt.

Es ist also nur die erste Phase der Reaktion, die in der oben angeführten Reihenfolge von der Qualität der osmotisch reizenden Stoffe beeinflußt wird. Steigt aber in der Plasmahaut von *Aspergillus* die Permeabilität für jene Stoffe in derselben Reihenfolge?

Um diese Frage zu beantworten, versuchte ich einen plasmolytischen Gleichgewichtszustand durch Zusatz von Alkohol zu verschieben[2]). Denn die Schnelligkeit, mit welcher eine plasmolytische Kontraktion rückgängig gemacht wird, wird als Maß für die Aufnahme des zugesetzten Stoffes angesehen. Unter dieser Annahme

1) Auch das Platzen mehrerer unter den jüngsten Zellen nach Zusatz von Alkoholen erschwert die Beobachtung.

2) Als einzige makrochemische Angabe ist durch Mayenburg (1901, p. 394) bekannt, daß Glyzerin sich als solches im Zellsaft von *Aspergillus* ansammelt. Leider kann man dagegen einwenden, daß die isosmotische Abspülung der anhaftenden Kulturflüssigkeit in diesem Falle vielleicht nicht ausreichend war, was Mayenburg selbst zugibt. Übrigens haben quantitative Untersuchungen in Pilzdecken keinen großen Wert, wie schon im Kap. II gezeigt wurde.

hat ja Overton seine ganze Theorie auf plasmolytischen Untersuchungen aufgebaut.

Bei stark vakuolisierten Zellen von höheren Pflanzen oder Algen, mit welchen bisher gearbeitet wurde, hat diese Erklärung der „Deplasmolyse" durch Endosmose eine gute Stütze in den Versuchen van Rysselberghes (1901) gefunden, in welchen die Plasmolyse und die Deplasmolyse in einer bestimmten Lösung eine gleich lange Zeit dauerten. Ferner konnte van Rysselberghe (1901, p. 206) bei einer Schwankung um 0,05 *is.* in der äußeren Salpeter- oder Zuckerkonzentration eine Volumenänderung plasmolytischer Protoplasten schon beobachten.

Das war aber nicht der Fall, als ich zu ganz jungen, durch eben hypertonische $NaNO_3$-Lösung plasmolysierten Gliederzellen[1]) von *Aspergillus* 0,5 % = 1,04 *is.* Methylalkohol oder 1 % = 1,44 *is.* Äthylalkohol gab. Nicht nur war keine Volumenänderung zu beobachten, sondern es blieb die Plasmolyse so lange bestehen, wie auf der hypertonischen $NaNO_3$-Lösung ohne Alkoholzusatz. Darnach könnte man annehmen, daß Alkohol durch die Plasmahaut von *Aspergillus* nicht, oder wenigstens nicht sofort, eindringt.

Weitere Versuche zeigten aber, wie voreilig ein solcher Schluß gewesen wäre. Führt man nämlich dieselben Versuche mit alten oder im Hungerzustande befindlichen Zellen, d. h. mit solchen Zellen aus, welche eine einzige große Vakuole und einen überaus dünnen Protoplasmaschlauch besitzen, so bewirkt Alkoholzugabe innerhalb weniger Minuten die Aufhebung des plasmolytischen Zustandes, ebenso wie bei einer Zelle von *Spirogyra* oder *Tradescantia*.

Dieses verschiedene Verhalten protoplasmareicher und stark vakuolisierter Zellen kann sowohl auf dem Mitspielen der Quellungsverhältnisse im ersten Falle, wie schon oben angedeutet wurde, wie auf den schweren Verletzungen der Plasmaverbindungen in den jüngsten Zellen beruhen. So meint auch Reinhardt (1899, p. 444), der keinen Rückgang der Plasmolyse in den Spitzenzellen verschiedener Pilzhyphen beobachten konnte.

In der Tat haben mir Versuche über den Rückgang der Plasmolyse gezeigt, daß die Zerreißung der Plasmaverbindungen

---

1) Ich vermied mit Spitzenzellen in diesen Versuchen zu arbeiten, um die Fehlerquelle zu vermeiden, die in der Verletzung der Plasmaverbindungen liegt (siehe unten). In der Tat sterben fast immer die Spitzenzellen, wenn die Plasmolyse genügend stark war, um an der Kuppe das Protoplasma sich zurückziehen zu lassen (vgl. Reinhardt, 1899, p. 444).

zwischen Protoplasma und Zellwand oder zwischen benachbarten Protoplasten die Stimmung der jungen Zellen von *Aspergillus* in auffallend starkem Maße beeinflußt[1]).

Im allgemeinen kommt in jungen Zellen von *Aspergillus* eine bleibende „Plasmolyse" im gewöhnlichen Sinne nur dann zustande, wenn der Protoplast auf einer ziemlich großen Fläche von der Zellwand abgehoben ist. Dann ist der Rückgang der Plasmolyse sehr träge und dauert in Lösungen verschiedener Stoffe verschieden lang. So war in auf norm. gewachsenen, dreitägigen Gliederzellen von *Aspergillus* die Plasmolyse

	auf	in
23 *is.*	$NaNO_3$	2—3 Stunden,
„	KNO_3	2—3 „
„	NH_4NO_3	6—8 „
„	$C_3H_8O_3$	6—8 „
„	$NaCl$	10—12 „
„	NH_4Cl	10—12 „
„	$C_6H_{12}O_6$	12—24 „
„	$CaCl_2$	24—30 „
„	$MgSO_4$	24—30 „

vollständig ausgeglichen[2]).

Wir sehen aus dieser Tabelle, daß zB. auf Glyzerin die Plasmolyse später als auf Nitraten verschwindet. Mayenburg (1901, p. 389) gibt dagegen an, auf Glyzerin sei die Plasmolyse in 45 Minuten, auf Lösungen von $NaNO_3$, $NaCl$, NH_4Cl, Na_2SO_4 und $C_6H_{12}O_6$ in 8 Stunden noch nicht verschwunden.

Mayenburg hat aber offenbar nicht berücksichtigt, ob nur Kontraktion der Zelle oder auch Abhebung des Protoplasten vorlag. Solange die plasmolytische Lösung nur Verkleinerung des Zellvolumens bewirkt, so wird in wenigen Minuten jede Kontraktion wieder ausgeglichen.

Eine solche Kontraktion des Zellleibes in toto wurde regelmäßig beobachtet, als ich junge Myzelfäden unter Deckglas durch seitlichen Zufluß immer konzentrierterer Lösungen plasmolysierte. Ich konnte zB. in einem Versuche eine Kontraktion der Zellflanken von jungen, auf norm. wachsenden Hyphen schon in 18 %,

1) Beispiele bei Klebs (1891, p. 81), Reinhardt (1899, passim), Pantanelli (1903, p. 469).

2) Deplasmolysierte Zellen erscheinen stark vakuolisiert und wachsen nicht mehr aus (vgl. Reinhardt, 1899, p. 443).

dann eine Plasmolyse in einzelnen Stellen der Seitenwände in 19—20 %, eine bleibende Plasmolyse aber erst in 35 % $NaNO_3$ beobachten. In allen Konzentrationsstufen zwischen 18 und 35 % $NaNO_3$ ging die Zelle nach einer mehr oder minder weitgehenden Kontraktion in 3—5′ immer zurück. Seitliche Abhebung des Protoplasten von der Wand wird in wenigen Minuten ausgeglichen, während Abhebung an den Querwänden, oder in Spitzenzellen an der Kuppe, den Protoplasten in Starrezustand versetzt.

Es ist von Interesse, daß ähnliche Erscheinungen neuerdings von Brand (1903, p. 305) bei Cyanophyceen beobachtet wurden. Die Zellen dieser Algen sind ja wesentlich wie die Zellen unserer Versuchsobjekte gebaut.

Solche auffällige Rückschläge sind auf Salpeter- oder Glyzerinlösungen besonders gut zu beobachten [1], während auf $CaCl_2$- oder Zuckerlösungen auch die Kontraktion der ganzen Zelle ohne Loslösung des Protoplasten von der Wand einige Stunden bestehen bleibt. Setzt man zu einer Lösung, welche eine solche Kontraktion der Zelle ohne Plasmolyse hervorzurufen vermag, etwas Alkohol hinzu, so kommt es überhaupt zu keiner Kontraktion.

Bei der enormen Geschwindigkeit, mit der sich diese Rückschläge vollziehen, wird es vielleicht immer schwer sein, zu entscheiden, ob hier eine bloße Endosmose der plasmolysierenden Substanz oder auch eine Schaffung osmotisch wirksamen Materiales mit stattfindet [2]). Jedenfalls wird durch diese Versuche gezeigt, daß der unverletzte Protoplast von *Aspergillus* ungefähr dieselben Permeabilitätseigenschaften besitzt, wie andere Zellen. Denn es hat sich ergeben, daß die plasmolytische Kontraktion einer Zelle von *Aspergillus* je nach der Beschaffenheit des plasmolysierenden Stoffes verschieden rasch verschwindet und zwar mit abnehmender

1) Eine gewisse Durchlässigkeit der Plasmahaut von *Aspergillus* für Salpeter und Glyzerin war schon von Eschenhagen (1889, p. 25, 18) beobachtet worden.

2) Aus demselben Grunde kann die oben erwähnte Angabe Mayenburgs richtig sein, nach der Glyzerin in hypotonischer Lösung aufgenommen wird. Meine Versuche zeigen nur, daß ein Übertragen der mit plasmolysierten Protoplasten erhaltenen Resultate auf unplasmolysierte nicht immer zulässig ist. Darum sind die Temperaturkoeffizienten, welche van Rysselberghe (1901) für die „Deplasmolyse" gegeben hat, auf Protoplasten von *Aspergillus* nicht anwendbar, wie es auch daraus zu entnehmen ist, daß bei den von jenem Forscher angewandten Protoplasten die plasmolytische Zusammenziehung und der Rückgang derselben eine gleiche Zeit dauern, während bei *Aspergillus* der erste Vorgang wenige Sekunden, der zweite stunden- oder tagelang dauern kann.

Schnelligkeit nach der Reihenfolge der plasmolytischen Substanzen: Alkohol, Glyzerin, Salpeter, Chlorcalcium, Zucker.

Wir können daher unsere Sätze als begründet ansehen, daß die Geschwindigkeit der Anatonose mit der Plasmalöslichkeit der dargebotenen, osmotisch wirksamen Stoffe steigt, während die Amplitude der nach Erreichung der Ruhelage erzielten Turgorsteigerung nur vom Zuwachs der Außenkonzentration bestimmt wird.

Es dürfte jetzt geboten sein, aus diesen empirischen Sätzen eine allgemeine Folgerung zu ziehen.

Osmotisch wirksame Stoffe lösen die entsprechende Reaktion im Protoplasma aus, erst nachdem sie sich im Protoplasma oder wenigstens in der Hautschicht ausgebreitet haben und ehe sie durch die Vakuolenhaut eindringen. Dann folgt die Reaktion, welche offenbar zwei Stadien durchläuft. In einem ersten Stadium wird der Zelldruck im Verhältnis zur Stärke dieses Reizes — wir können auch sagen, zur Plasmalöslichkeit des zugesetzten Stoffes — reguliert. Später findet Ausgleichung der Konzentration dieses Stoffes im Protoplasma und Zellsaft, natürlich unter Respektieren der Teilungsverhältnisse, und der Turgor sinkt wieder, bis $\frac{p-c}{c}$ den unter den gegebenen Bedingungen für jede beliebige Zusammensetzung der Nährlösung ziemlich konstanten Wert annimmt[1]).

Soviel konnte ich über das Wesen und den Verlauf der Anatonose feststellen. Wir kommen jetzt zur Besprechung einer großen Anzahl Versuche, aus welchen die aktive Natur des Vorganges in seinen Beziehungen zu äußerlichen, kontrollierbaren Faktoren am klarsten hervorgeht.

Einfluß des Alters.

Das Alter der Zellen beeinflußt insofern ihre Regulationsfähigkeit, als die Anatonose viel rascher in jungen, besonders in Spitzenzellen, als in älteren Gliederzellen verläuft. Ich verweise in dieser Beziehung auch auf die Versuche Eschenhagens (1889,

1) Eine einseitige Permeabilität, oder Intrameabilität im Sinne Janses, der osmotisch reizenden Stoffe braucht dabei nicht mitzuspielen. Denn die aktive Schaffung osmotisch wirksamer Substanz oder irgend ein anderer Modus der Turgorregulation kann schnell genug erfolgen, um diese Reaktion auch zB. nach Alkoholzusatz plasmolytisch verfolgen zu lassen, wie es in meinen Versuchen geschah.

p. 38—44), der diese Verhältnisse zum ersten Mal klargestellt hat. Er bekam durchgehends kleine Turgorwerte, weil er vielleicht verhältnismäßig alte Kulturen anwandte, wie einige von mir ausgeführte Versuche nachweisen (XXX; vgl. Kap. IV).

Temperatur.

Der Einfluß der Temperatur auf die Anatonose läßt sich aus den in Kap. IV und V mitgeteilten Resultaten voraussehen. In der Tat, je höher die Temperatur steigt, desto rascher und höher steigt der Turgor, und umgekehrt. In jungen Zellen, nach der Übertragung aus norm. in norm. + 20 *is.* KNO_3 stieg der Turgor (XXXI):

von 20 auf 47 % $NaNO_3$ in 6 Stunden bei 42° C.
„ 20 „ 29 % „ „ 48 „ „ 2° C.

Auch der Rückgang der Plasmolyse wird durch niedere Temperatur so lange verhindert, daß die Zellen in plasmolytischem Zustande absterben (XXXIX—XL).

Zwar hat van Rysselberghe (1901) festgestellt, daß osmotische Zellvorgänge bei 0° achtmal langsamer verlaufen als bei 30°. In meinen Versuchen war aber erst in 48 Stunden eine Turgorzunahme bei 2° eingetreten, die nach den Koeffizienten van Rysselberghes schon in 18 Stunden zustande kommen sollte. Außer der Geschwindigkeit fällt gewiß auch die Amplitude der Turgorsteigerung bei 2° viel kleiner aus als bei 12° oder 22°. Das konnte ich nicht entscheiden, weil die Zellen vor der Vollendung ihrer Turgorregulation abstarben. Jedenfalls wird durch die Hemmung der Turgorzunahme bei niederer Temperatur die aktive Natur des Vorganges schon bewiesen.

Nahrung.

In bezug auf die Amplitude der Anatonose ist die Skala der Stickstoffquellen: Ammoniumnitrat, Pepton, Asparagin. Dagegen entwickelt der Pilz den niedrigsten Turgor auf Pepton, wenn er auf konzentrierten Nährlösungen mit verschiedenen Stickstoffquellen kultiviert wird (Kap. IV). Übrigens handelt es sich um kleine Unterschiede plasmolytischer Werte und diese Skala bleibt bei 42°, 22° und 2° C. unverändert.

Unter den Kohlenstoffquellen eignet sich für die Regulationsarbeit bei 42° und 22° C. Glyzerin am besten, Zucker besser als Chinasäure; bei 2° ist aber Zucker die geeignetste C-Quelle, während auf Glyzerin der Turgor in drei Tagen nur um 3—6 % $NaNO_3$ zuzunehmen pflegt (XXXII). Chinasäure gestattet auch bei tiefer Temperatur eine geringere Turgorzunahme als Zucker und Glyzerin. Daher dürften diese Unterschiede wesentlich von ernährungsphysiologischen Umständen bedingt werden.

Unter diesem Gesichtspunkte haben Versuche über den Verlauf der Anatonose in partiellem oder totalem Hungerzustande manches Interessante zutage gefördert. Der Übergang aus einer verdünnten Nährlösung in eine konzentrierte, nährstofffreie Lösung[1]) hemmt die Zelltätigkeit dermaßen, daß nur eine unvollständige und überaus langsame Turgorregulation zustande kommt. Der Turgor steigt in den ersten 5—8 Stunden nur um 6% $NaNO_3$ und fährt nachher fort, langsam zuzunehmen, bis die Zelle abstirbt, bevor der Endwert erreicht wurde[2]). Es ist anzunehmen (vgl. Kap. V), daß diese schwache Turgorzunahme auf Kosten der osmotischen Druckregulation erfolgt, während die Variation der Turgordehnung ausbleibt[3]).

Zugabe von Stickstoffquellen im Hungerzustande unterstützt die Turgorregulation sehr wenig, höchstens bis um 6% $NaNO_3$. Bei 0,1 proz. Darbietung gestaltet sich die Skala der N-Quellen folgendermaßen: Pepton, Ammonnitrat, Asparagin, Harnstoff; dagegen bei 2 proz. Zufuhr: Pepton, Asparagin[4]), Ammonnitrat, Harnstoff[5]). Ganz anders wirtschaftet der Organismus bei guter Nahrung (vgl. p. 323, 344); dort war hauptsächlich die osmotische Leistung, hier nur trophische Tauglichkeit der N-Quellen für die Turgorhöhe maßgebend.

Durch die Zugabe einer Kohlenstoffquelle wird die Anatonose kräftig unterstützt. Schon bei 0,1 proz. Zufuhr gestatten in 24 Stunden Traubenzucker, Äthylalkohol, Essigsäure, sogar Oxalsäure eine Druckzunahme um 26%, Glyzerin um 23% $NaNO_3$, während auf gleich konzentriertem, reinem Kochsalz der Turgor in derselben Zeit nur um höchstens 8% $NaNO_3$ steigt. Bei einer 1 proz. Darbietung gestaltete sich die Skala folgendermaßen: Traubenzucker, Glyzerin, Essigsäure, Alkohol, Pepton, Chinasäure, Oxalsäure, Rohrzucker; bei 2 proz. Zufuhr: Essigsäure, Alkohol, Traubenzucker, Glyzerin, Oxalsäure usw. Osmotische Wirkungen sind im letzten Falle nicht ausgeschlossen;

---

1) Es wurden Kochsalzlösungen angewandt, weil sowohl auf Nitraten wie auf Sulfaten und Chlorcalcium *Aspergillus* gedeihen kann. Übrigens wird das Wachstum auch auf Kochsalzlösungen nicht gänzlich sistiert.

2) Das Wachstum wird aber inzwischen manchmal wieder aufgenommen, wahrscheinlich auf Kosten eigener Reservestoffe oder aus absterbenden Zellen herausdiffundierter Materialien, und es ist interessant, daß die ganz dünnen Hyphen, die unter diesen Umständen entstehen, ihr Wachstum bei einem Turgorüberschuß von ungefähr 17 *is.* zu treiben vermögen, während die auf norm. + 17 *is.* wachsenden Hyphen bei einem Turgorüberschuß von ca. 37 und mehr *is.* arbeiten. Es ist aber zu berücksichtigen, daß im Hungerzustande die Zellen sehr wenig gedehnt sind. Der Turgordruck ist wahrscheinlich in beiden Fällen gleich hoch.

3) Die Temperatur wirkt im Hungerzustande wie bei Nahrungszufuhr ähnlich ein: bei 42° stieg der Turgor im Hungerzustande innerhalb 54 Stunden 1,3 mal höher als bei 2°.

4) Diese beiden N-Quellen können auch als C-Quellen dienen.

5) Nach dem Übergang in Kochsalz + Harnstoff wurde sogar vielfach eine Turgorabnahme konstatiert.

immerhin sind die sehr auffälligen Unterschiede hauptsächlich von ernährungsphysiologischen Momenten bedingt und es bleibt sichergestellt, daß die C-Quelle und nicht die N-Quelle für die Anatonose notwendig ist.

Nun kann man fragen, ob der Zusatz von anorganischen Salzen im Hungerzustande an der Anatonose teilnehmen könne. In den einschlägigen Versuchen (vgl. XXXIII) stieg der Turgor, in den ersten 5 Stunden nach der Übertragung, um ca. 5 *is.* bei Zusatz zum Kochsalz eines *is.* $Mg(NO_3)_2$, resp. KNO_3, K_2SO_4, KH_2PO_4, $MgCl_2$, $MgSO_4$, $Ca(NO_3)_2$, $CaCl_2$. Nach 5 Tagen hatte der Turgor auf $Mg(NO_3)_2$, $MgSO_4$, KNO_3 und K_2SO_4 noch zugenommen, auf den anderen Salzen nicht oder ganz wenig. — Kann man keine Beziehung dieser Abstufungen mit dem Nährwert der einzelnen Salze auffinden, so darf man doch nicht schließen, daß anorganische Salze bei der Anatonose unter keinen Umständen mitwirken können.

Sauerstoffentziehung verhindert vollständig die Zunahme des Turgors (XXXIV) und des osmotischen Druckes (LXIV) nach einer Steigerung der Substratkonzentration. Dabei platzen viele Zellen und andere sterben. Wenn aber Luft wieder zuströmt, so schwillt der Turgor in den übrigbleibenden Zellen sehr langsam wieder an, ohne den Wert zu erreichen, welchen bei ununterbrochenem Luftgenuß erhaltene Kontrollkulturen zu zeigen pflegen[1]). Als Analog mag hier auf die von Correns (1892, p. 87) festgestellte Abhängigkeit der auf Turgorschwankungen beruhenden Bewegungen von der Gegenwart freien Sauerstoffes hingewiesen werden[2]).

Anästhetica und Chinin.

Äther (noch stärker Chloroform und Chloralhydrat, welche aber in 0,1 proz. Dosis viele Zellen töten) in 1 proz. Zugabe verhindert oder verlangsamt wenigstens sehr stark die Anatonose, die später offenbar nur deshalb einsetzen kann, weil das Anästheticum durch Verflüchtigung aus der Lösung verschwindet (XXXV bis XXXVI)[3]). Chininchlorhydrat wirkt nicht so regelmäßig und stark, aber in demselben Sinne wie Äther ein. Es ist zu bemerken, daß dieselben Resultate bei Anwendung von Salpeter, wie von Zucker oder Glyzerin als Konzentrationssubstanz erhältlich sind.

1) Das Wachstum setzt aber auch bei dem geringeren Druck wieder ein.

2) Auch der Rückgang der Plasmolyse wird durch Wasserstoffdurchleitung gehemmt, und zwar sowohl auf Salpeter (XXVII), wie auf Glyzerin (XXXVIII). Die angestrebte Ausgleichung der plasmolytischen Kontraktion findet dann nach neuer Luftzufuhr statt.

3) Vgl. Rothert, 1903. — Das Wachstum pflegt aber auch bei voller Wirkung des Äthers, d. h. wenn der Turgor nur ganz wenig gestiegen ist, wieder aufgenommen zu werden. Vgl. das bei der Katatonose (Kap. VI) Gesagte.

Die Regulation des osmotischen Druckes (XLV) wie auch der Rückgang der Plasmolyse (XXXIX—XL) werden durch Behandlung mit Äther verlangsamt oder vollständig verhindert[1]).

VIII. Zusammenfassung.

1. Die plasmolytische Methode kann bei Schimmelpilzen nur zur Messung der sog. Gesamtspannung, d. h. des Turgors der Zellen, dienen, zumal bei diesen Organismen die Zellen, solange keine Verdickung der Zellwand eintritt, stark gedehnt sind. Diese Turgordehnung stellt keine konstante Größe dar und variiert nach bestimmten Bedingungen ganz regelmäßig, sodaß ihre Kenntnis bei jeder Messung des Turgordruckes mit Hilfe der plasmolytischen Methode erforderlich ist.

2. Ebenso wie der plasmolytisch gemessene Turgor die Resultante aus dehnendem Druck und dadurch erzielter elastischer Dehnung der Zellwand darstellt, so besteht der Zelldruck aus mehreren Komponenten, nämlich aus Zentraldruck, Quellungskraft und osmotischer Energie. Der infolge der Oberflächenspannung der Grenzhäute entstehende Zentraldruck richtet sich nach innen und kann auch bei Schimmelpilzen wegen seiner Kleinheit übersehen werden, obwohl seine Änderungen in der Zellmechanik eine bedeutende Rolle spielen können. Das gilt aber nicht für die Quellungskraft des Protoplasmas, die in den jüngsten Pilzzellen sogar größer als der osmotische Druck sein könnte, später aber gewiß kleiner ist, um in ganz alten Zellen keine Bedeutung mehr zu haben.

Bei der Erforschung von Turgorregulationen sollte man, wie es in dieser Arbeit bis zu einem gewissen Grade gelang, zunächst immer entscheiden, ob eine Variation der Zelldehnung bezw. der Quellungskraft des Protoplasmas oder des osmotischen Druckes des Zellsaftes die fragliche Turgorschwankung zustande bringt. Eine solche Entscheidung ist auf folgendem Wege möglich. Wir kennen unter p (plasmolytische Grenzlösung) den Turgor und die Messung der plasmolytischen Kontraktion (k) gibt uns den Wert der Zell-

1) Nicht immer sind die Verhältnisse so klar. Es dürfte zB. nur auf komplizierten Reizwirkungen beruhen, daß die durch Glyzerin bewirkte Plasmolyse bei 2—4° C. schneller verschwand, wenn Äther zugegen war, ein Verhalten, das nur unter solchen Bedingungen auftrat. — Es wurde schon früher mitgeteilt, daß die Katatonose im Hungerzustande durch Gegenwart von Äther verzögert wird.

dehnung. Der Quotient $\frac{p}{k}$ gibt den Wert des Turgordruckes. Sodann bestimmen wir auf kryoskopischem Wege den osmotischen Druck ($\triangle = p$), und, indem wir den geringfügigen Zentraldruck vernachlässigen, gelangen wir zur Kenntnis des Quellungsdruckes $\left(\frac{p}{k} - \triangle\right)$.

3. Die erste Anwendung dieser Prinzipien scheiterte z. T. bei *Aspergillus* aus dem Grunde, daß die Zellen der Schimmelpilze nur wenige Tage am Leben bleiben, sodaß „Pilzdecken" zum Teil aus toten Zellen bestehen, wie es mikroskopisch und kryoskopisch festgestellt wurde[1]. Trotzdem konnte ich durch Verfolgung der Schwankungsrichtung des osmotischen Druckes in „Decken" von *Aspergillus* beobachten, daß in der Tat p und $\triangle$ oft nicht gleichzeitig oder gleichsinnig variieren, was durch das Mitspielen von Schwankungen in der Größe der Turgordehnung herbeigeführt wird.

4. Mit dem Alter nimmt der Turgor durch die stetige Abnahme seiner Hauptkomponente, der Turgordehnung, stetig ab, während für den Turgordruck die Möglichkeit vorhanden ist, sowohl zu- wie abzunehmen. Denn die eine seiner Komponenten, der Quellungsdruck, sinkt fortwährend, und die andere, der osmotische Druck, steigt zunächst, fällt dann wieder, bleibt aber auch im spätesten Alter immer nur von der osmotischen Leistung des Substrates abhängig.

Dieses gilt nicht für den Turgor, weil die Turgordehnung in hohem Grade den Nahrungsverhältnissen angepaßt ist. So besitzen die Zellen von Schimmelpilzen bei optimaler Nahrung (5—10% Traubenzucker) auf isosmotischen Lösungen einen viel höheren Turgor als bei infraoptimaler Zuckerzufuhr und durch gute Ernährung ist es auch möglich, das osmotische Maximum für Keimung und Wachstum bedeutend zu erhöhen.

Neben der Nahrung begünstigt auch gute Durchlüftung die Entwicklung des Zelldruckes, der nicht von der Qualität, sondern nur von der osmotischen Leistung der Kohlenstoffquelle abhängt, während die Qualität der Stickstoffquelle die Höhe des Turgors aus ernährungsphysiologischen Gründen beeinflußt. Mit der Tempe-

1) Aus demselben Grunde haben chemische Untersuchungen ganzer Pilzdecken eine beschränkte Bedeutung. Dagegen ist das obige Verfahren bei parenchymatischen, nicht stark differenzierten Organen höherer Pflanzen ganz gut und genau durchzuführen, wie angegebene Vorversuche mit Keimlingen z. T. schon zeigen.

ratur steigt fortwährend der Turgor in den für die Entwicklung zulässigen Grenzen.

5. Da die Turgordehnung bei Schimmelpilzen von den Nahrungsverhältnissen abhängt, so ist zu erwarten, daß auch ohne Wechsel des osmotischen äußeren Widerstandes eine Variation des Turgors eintreten kann. In der Tat sinkt die Turgordehnung ganz beträchtlich beim Verhungern oder nach der Sauerstoffentziehung. Im ersten Falle führt das rasche Auftreten und Erweitern von Vakuolen zur Annahme, daß auch der Quellungsdruck — durch Verarbeitung gequollener Materialien — bedeutend verringert wird. Dabei hat im Substrat keine osmotische Änderung stattgefunden, und tatsächlich bleibt der osmotische Druck der Pilzdecke unverändert.

Nach einer Steigerung der Temperatur erfährt der Turgor, ebenso wie nach der Senkung derselben unter das Minimum für das Wachsen, eine Zunahme. In dieser Hinsicht verhalten sich Schimmelpilze ähnlich wie grüne Pflanzen.

6. Nimmt die Außenkonzentration plötzlich ab, so erfährt p in wenigen Minuten eine tiefe Senkung, welche sich weder durch Sauerstoffentziehung, noch durch Nährstoffmangel oder Anästhetica und Gifte, wohl aber durch eine beinahe minimale Temperatur und durch Kombination von Ätherwirkung und Hungerzustand verringern oder verlangsamen läßt. Dieser rasche Turgorabfall beruht in der ersten Zeit nach dem Wechsel hauptsächlich auf der beobachteten Abnahme der Turgordehnung. Denn die Regulation des osmotischen Druckes vollzieht sich erst in mehreren Stunden.

Daß es sich bei dieser Turgorabnahme um eine physiologisch gelenkte Anpassung handelt, zeigen am besten die starken nachträglichen Turgorschwankungen, welche auf den ersten Abfall folgen und durch Sauerstoff- oder Nährstoffmangel, durch Ätherisieren usw. unterdrückt werden.

7. Nach einer plötzlichen Konzentrationszunahme vollzieht sich die Turgorsteigerung hauptsächlich auf Kosten der (osmotischen) Turgordruckregulation, deren Geschwindigkeit mit der Plasmalöslichkeit der dargebotenen Stoffe zunimmt. Daraus ziehe ich den Schluß, daß die Perzeption des osmotischen Reizes erst dann erfolgt, wenn die Substanz sich im Protoplasma ausgebreitet hat; die Reaktion wird nach der in der Zeiteinheit aufgenommenen Menge osmotisch wirksamer Substanz geregelt.

Denn die nach dem Wechsel erstrebte, neue Gleichgewichtslage wird um eine desto größere Strecke bei der ersten Turgorsteigerung überschritten, je schneller diese Anatonose erfolgt. Nachher sinkt der Turgor wieder und stellt sich konstant ein. Dann ist der Wert der resultierenden Turgorzunahme von der Qualität der dargebotenen Stoffe unabhängig, und zwar beträgt der Zuwachs von *p* unter gewissen optimalen Bedingungen 3—3,5 *is.* (= 0,3 bis 0,35 Aeq. KNO_3) für je 1 *is.* (= 0,1 Aeq. KNO_3) Zunahme der osmotischen Leistung im Substrat.

Die Zunahme des osmotischen Druckes verläuft nach einem solchen Wechsel viel langsamer als die Turgorsteigerung, und die Wanddehnung nimmt auch nach einer Steigerung des äußeren osmotischen Widerstandes bedeutend zu.

Übrigens ist es kaum zu bezweifeln, daß hier auch selbsttätige Regulationserscheinungen vorliegen, da Alter der Zelle, niedere Temperatur, Nährstoffmangel, Sauerstoffabwesenheit, Anästhetica usw. diese Vorgänge verzögern, bezw. vollständig verhindern.

Außerdem wurde der Beweis erbracht, daß der Rückgang der Plasmolyse bei *Aspergillus* eine aktive Turgorzunahme und keine bloße Endosmose darstellt. Die Dauer des plasmolytischen Zustandes hängt in jungen Zellen von *Aspergillus* von gewissen Eigenschaften der plasmolysierenden Stoffe ab, wahrscheinlich von ihrer Entquellungswirkung. Näheres kann ich vorläufig nicht angeben, und es ist nicht ausgeschlossen, daß die Zerreißung der Plasmaverbindungen die merkliche Stimmungsstörung herbeiführt. In der Tat, wenn die plasmolytische Lösung nicht genug konzentriert ist, um eine Loslösung des Protoplasten von der Wand zu bewirken, dann wird die Kontraktion in wenigen Minuten ausgeglichen.

Die vorstehenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institute der Universität Leipzig ausgeführt. Dem Vorstand, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer, spreche ich auch an dieser Stelle für das meiner Arbeit gewidmete Interesse, sowie für die erteilten Belehrungen und Ratschläge meinen verbindlichsten Dank aus.

IX. Belege.

Bei den angeführten Versuchen war das Objekt immer *Aspergillus niger*.

Ist die Temperatur nicht angegeben, so ist anzunehmen, daß die Kultur oder der Versuch bei 20—22° C. ausgeführt wurde.

Das Alter der Kultur wird unter Bezugnahme auf das Datum des Aussäens der Sporen angegeben. Die Pilze waren daher immer etwas jünger, als angeführt wird. Bei tieferen Temperaturen muß dieser Umstand berücksichtigt werden.

Die Bedeutung von norm., *is.*, p, c, $\triangle$, $\triangle'$ wolle man in Kap. II nachlesen.

p_j bedeutet: plasmolytische Grenzlösung in den jüngeren Zellen der Hyphe.

p_a „ „ „ „ „ älteren „ „ „

Das Zeichen ^{h} bedeutet Stunden, $'$ Minuten.

Die Bedeutung von k_v, k_h, k_r ist aus Kap. III zu ersehen.

Es lag in der Natur der plasmolytischen Versuche, daß ich davon eine große Anzahl anstellen konnte. Indeß können nur einige angeführt werden, als Muster der mir zur Verfügung stehenden empirischen Belege zu den im Text besprochenen Ergebnissen.

A. Plasmolytische Versuche.

I.

(Die kursiv gedruckten Zahlen stammen von Eschenhagen.)

2tägige Kulturen auf norm. Temperatur: 20—22° C.

Zuckergehalt	Osm. Wert d. Lösung in *is.* c	p in % $NaNO_3$	p in *is.* p	$\frac{p}{c}$	$p-c$
0.05 %	(0,048)	*7*	(8,26)	172,08	8,21
0.1 „	(0,096)	*7.5*	(8,85)	92,18	8,75
0.5 „	(0,48)	*8*	(9,44)	19,66	8,96
1 „	(0,96)	*8.5*	(10,03)	10,44	9,07
1 „	2,17	13	15,34	7.07	13,17
2 „	2,54	15	17,70	6,97	15,16
3 „	2,91	17,5	20,65	7,09	17,74
4 „	3,28	21,5	25,37	7.73	22,09
5 „	3,65	28	33.04 *	9.05	29.39

* Plasmolyse in keiner Spitze.

II.

Kulturen auf norm.

Alter	p_j	p_a	Differenz
2 Tage	28,5	23,5	5
3 „	24	22,5	1,5
4 * „	17	16,5	0,5
6 „	13	13	0
8 „	12	12	0
10 „	12	12	0

* Beginn der Sporenbildung.

III.

I—V 3tägige, VI—XI 4tägige Kulturen.

auf	p_j	p_a
norm.	21	20
„ + 1 *is.* KNO_3	23	22
„ + 2 „ „	26	24
„ + 3 „ „	30	27
„ + 4 „ „	34	31
„ + 5 „ „	37	35
„ + 6 „ „	40	38
„ + 7 „ „	42	41
„ + 8 „ „	44	43
„ + 9 „ „	46	44
„ + 10 „ „	48	46

IV.

I—V 3tägige, VI—XI 4tägige Kulturen.

auf	p_j	p_a
norm.	21	19
„ + 1 *is.* $C_6H_{12}O_6$	24	21,5
„ + 2 „ „	28	27
„ + 3 „ „	31	30
„ + 4 „ „	34	32
„ + 5 „ „	37	36
„ + 6 „ „	40	38
„ + 7 „ „	41	40
„ + 8 „ „	41	40
„ + 9 „ „	42	41
„ + 10 „ „	43,5	43

V.

Dreitägige Kulturen

auf			p_i	p_a
(norm.)[1] 1 *is.*	Traubenzucker	(2,70%)	20	19
„ „	Rohrzucker	(5,13%)	18	18
„ „	Glyzerin	(1,39%)	21	20
„ „	Chinasäure	(2,85%)	19	18

VI.

Dreitägige Kulturen

auf		c	p_i	p_a
(norm.) 10 %	Traubenzucker (4,285% C)	5,50 *is.*	34	33
„ 5 „	Rohrzucker „	2,78	18	17
„ 20 „	Glyzerin „	16,40	∞*	∞
„ 8,5 „	Chinasäure „	4,84	32,5	32

* In keiner der mir zur Verfügung stehenden Lösungen konnte ich Plasmolyse wahrnehmen. In der Tat waren die Hyphen eben ausgekeimt.

VII.

Kulturen auf norm.

Temperatur	Alter	p_i	p_a
42° C.	2 Tage	33	31
32°	2 „	27	24
22°	3 „	21	19,5
12°	5 „	19	18

IX.

4tägige Flocken auf norm. + 10 *is.* NaCl

p_i	p_a
43	41

Auf 13 *is.* NaCl abgespült und übertragen nach:

	p_i	p_a
2 h	45	42
7 h	45	45
24 h	30	30
48 h	29	29

VIII.

5tägige Flocken auf norm. + 20 *is.* Zucker

p_i	p_a
40	39

a)

In norm. + 20 *is.* Zucker übertragen nach:

	p_i	p_a
1 h	40	39
4 h	40	39
24 h	40	39

b)

In norm. + 20 *is.* Glyzerin übertragen nach:

	p_i	p_a
1 h	41	39
4 h	41	40
24 h	40	39

---

1) Das Zeichen (norm.) soll bedeuten, daß die Lösung bis auf den erwähnten Stoff normal war (siehe p. 322—323).

X.

4 tägige Kultur auf norm. + 10 *is.* NaCl

	p_j	p_a
	41,5	40

Wasserstoff durchgeleitet. Nach:

22′	41,5	41,5

Mehrere Spitzen geplatzt.

1^h 5′	14	14

Mehrere Zellen tot. Luft zugelassen. Nach:

7^h 50′	26	25
25^h	29	28

Neues Wachstum.

XII.

4 tägige Kulturen auf norm.

	p_j	p_a
	15,5	15

Wasserstoffstrom. Nach:

40′	15,5	15

Mehrere Zellen tot. Spitzen geplatzt.

XIII.

3 tägige Kulturen auf norm. + 5 *is.* NaCl.

a)

	p_j	p_a
	37	34

Abgespült und übertragen in 8 *is.* NaCl. Sofort Wasserstoff durchgeleitet. Nach:

2^h 45′	34	34

Mehrere Spitzen geplatzt und die meisten Zellen tot.

b)

	32	30

Behandelt wie a). Nach:

1^h	31	31

Manche Platzungen.

2^h 45′	36	35

Die meisten Zellen tot.

XI.

5 tägige Kultur auf norm + 10 *is.* Traubenzucker.

	p_j	p_a
	37	36

Wasserstoff durchgeleitet. Nach:

45′	25	22

Die meisten Spitzen geplatzt. Luft zugelassen. Nach:

16^h	31	28,5

Neues Wachstum. Wasserstoff durchgeleitet. Nach:

1^h 5′	23	23

Die meisten Zellen sind tot oder geplatzt. Luft zugelassen. Nach:

6^h 25′	23	23

Fast alle Spitzen geplatzt.

XIV.

4 tägige Flocken auf norm.

	p_j	p_a
	19	18

Auf norm. bei den angegebenen Temperaturen gleichzeitig übertragen. Nach 4 – 5^h:

42°	24	22
32°	21	20
22°	19	18
12°	18	18
2°	22,5	22,5

XV.

4 tägige Kultur auf norm. + 10 *is.* NaCl.

	p_j	p_a
	40	39,5

mit 10 ccm norm. verdünnt. Nach:

6′	33	34
9′	26	26,5
13′	20	21
16′	18	19
21′	16	17
28′	14	15
33′	15	15
2^h	26	24
4^h	18	20
24^h	25	23
48^h	23	23

XVI.

4 tägige Kultur auf norm. + 10 *is.* $MgSO_4$

	p_i	p_a
	40	39
Mit 10 ccm norm. verdünnt. Nach:		
6′	30	32
9′	27	28
13′	23	24
19′	19	20
38′	18	17
54′	21	19
1 h 24′	30	18
6 h 16′	19	21
22 h	29	28
48 h	27	27

XVIII.

3 tägige Flocken auf norm. + 10 *is.* NaCl
bei 22°: p_i = 39 p_a = 38
auf norm. übertragen bei

	14°		24°		4°	
nach:	p_i	p_a	p_i	p_a	p_i	p_a
30′	18	20	16	18	34	31
1 h	20	21	17	16	34	34
5 h	23	22	14	16	34	34
29 h	22	21*	16,5	16	33	33
48 h	22	21	16	16*	25	25
77 h	—	—	16	16	17,5	17,5**

* Neues Wachstum.
** Wenige Zellen noch im Leben.

XXI.

4 tägige Kultur auf norm. + 10 *is.* Glycerin

	p_i	p_a
	45	43
Mit 10 ccm norm. verdünnt und sofort in H-Strom eingeschaltet. Nach:		
20′	25	25
Die meisten Zellen geplatzt.		
40′	20	20
1 h 20′	20	20
3 h	20	20
Nur wenige Zellen sind noch im Leben. Luft zugelassen. Nach:		
5 h	25	24
27 h	29	28

Neues Wachstum.

XVII.

3 tägige Kultur auf norm. + 10 *is.* Traubenzucker

	p_i	p_a
	38	37
Mit 10 ccm norm. verdünnt. Nach:		
5′	32	34
10′	25	28
16′	23	25
32′	19	20
49′	21	20
3 h 44′	24	23
6 h	26	24
25 h	26	26

XIX.

3 tägige Pilzflocken auf norm. + 5 *is.* NaCl

	p_i	p_a
	35	34
Abgespült und übertragen in Leitungswasser. Nach:		
5′	28	30
10′	23	24
15′	17	19
20′	12	15
25′	10	12
30′	8	10
40′	7	8
50′	8	8
2 h	8	8
4 h	7	7,5
8 h	7	7
24 h	7	7

XX.

3 tägige Kultur auf norm. + 10 *is.* Traubenzucker

	p_i	p_a
	42	38
Mit 10 ccm norm. verdünnt und sofort in H-Strom eingeschaltet. Nach:		
1 h	21	21
2 h	21	21
4 h	21	21
Nur wenige Zellen sind noch im Leben. Luft zugelassen. Nach:		
8 h	24	23
28 h	28	27

Neues Wachstum.

XXII.

1tägige Flocken auf norm. + 10 *is.* Kochsalz.

	p_j	p_a
	38	38

Abgespült und übertragen auf Leitungswasser, mit (b) und ohne (a) 1% Äther.

Nach:	a)		b)	
2^h	9	10	23	23
24^h	7	7	18	17*

* Neues spärliches Wachstum in Form sehr dünner Hyphen.

XXIII.

3tägige Kultur auf norm. + 10 *is.* NaCl

	p_j	p_a
	45	43

Mit 10 ccm norm. + 2% Äther verdünnt.

Nach:		
2′	36	38
5′	29	31
11′	14	19
24′	16,5	16
31′	19	19
1^h 5′	23	22
6^h 23′	23	22
24^h	22	22

XXIV.

3tägige Kultur auf norm.

	p_j	p_a
	21	20

10 ccm norm. + 10 *is.* NaCl zugesetzt.

Nach:		
5′	23	22
15′	25	23
35′	25,5	24
1^h 5′	26	25
1^h 15′	36	29
7^h	38	32
23^h	38	37
48^h	35	35

XXV.

3tägige Kultur auf 10 ccm norm.

	p_j	p_a
	21	20

10 ccm norm. + 10 *is.* KNO_3 zugesetzt.

Nach:		
5′	21	20
20′	23	22
Einige Zellen geplatzt.		
28′	25	24
38′	28	27
52′	32	29
1^h 20′	36	34
2^h 16′	37	35
6^h 39′	38	36
22^h	38	37
54^h	35	35

XXVI.

3tägige Kultur auf 10 ccm norm.

	p_j	p_a
	20	19

10 ccm norm. + 10 *is.* $MgSO_4$ zugesetzt.

Nach:		
8′	23	22
13′	25	24
31′	28	27
43′	30	29
1^h 8′	32	30
2^h 23′	33	31
8^h	34	33
23^h	36	35
48^h	35	34

XXVII.

3tägige Kultur auf 10 ccm norm.

	p_j	p_a
	23	22

10 ccm norm. + *is.* $CaCl_2$ zugesetzt. Nach:

5′	23	22
15′	25	23
38′	30	26
53′	32	28
1^h 23′	35	32
1^h 55′	36	33
8^h	37	34
24^h	38	36
46^h	36	35

XXVIII.

3 tägige Kultur auf 10 ccm norm.

	p_j	p_a
	21	20

10 ccm norm. + 10 *is.* Glyzerin zugesetzt.

Nach:	p_j	p_a
3′	25,5	24
Einige Zellen geplatzt.		
6′	26	24,5
19′	27	25,5
Mehrere Zellen geplatzt.		
25′	29	28
30′	32	30
37′	34	33
42′	38	36
1h 12′	39	37
2h 30′	42	38
5h 17′	41	39
8h	40	39
24h	36	35

XXIX.

3 tägige Kultur auf 10 ccm norm.

	p_j	p_a
	22	21

10 ccm norm. + 10 *is.* Traubenzucker zugesetzt. Nach:

	p_j	p_a
13′	22	21
36′	22	21
1h 27′	23	22
4h	33	30
8h	35	33
24h	37	35
48h	38	36
72h	35	35

XXX.

6 tägige Kultur auf 10 ccm norm.

	p_j	p_a
	12	12

10 ccm norm. + 20 *is.* $NaNO_3$ zugesetzt.
Nach:

	p_j	p_a
6h	23	22
24h	29	29

XXXI.

3 tägige Kultur auf norm. p_j 20 p_a = 19. Übertragen auf norm. + 20 *is.* KNO_3, bei

	42°		32°		22°		12°		2°	
	p_j	p_a	p_j	p_a	p_j	p_a	p_j	p_a	p_j	p_a
nach: 2h	39	32	34	31	32	30	30	27	21	21
6h	47	38	42	40	39	37	35	33	23	23
24h	46	46	44	43	41	40	38	36	25	25
48h	44	44	42	42	40	40	37	37	29	29

XXXII.

3 tägige Flocken auf norm. p_j = 21 p_a = 20. Abgespült und übertragen auf norm.* + 20 *is.* Glyzerin, bei

	42°		22°		2°	
	p_j	p_a	p_j	p_a	p_j	p_a
nach: 4h	sämtliche Zellen		45	42	21	20
48h	geplatzt		43	42	24	24
72h	—		42	42	26	26

* Ohne Traubenzucker.

XXXIII.

4 tägige Flocken auf norm. $pj = 17$ $pa = 16{,}5$. Auf 10 *is.* NaCl abgespült und übertragen auf:

	norm. + 7 *is.* NaCl		10 *is.* NaCl		9 *is.* NaCl + 1 *is.*: KNO₃		KH₂PO₄		K₂SO₄	
	pj	*pa*	*pj*	*pa*	*pj*	*pa*	*pj*	*pa*	*pj*	*pa*
Nach: 5 h	37	34	17	17	21	21	21	19	21	19
„ 120 h	32	32	19	15	25	25	22	22	24	24

	$Mg(NO_3)_2$		$MgCl_2$		$MgSO_4$		$Ca(NO_3)_2$		$CaCl_2$	
	pj	*pa*	*pj*	*pa*	*pj*	*pa*	*pj*	*pa*	*pj*	*pa*
Nach: 5 h	21	20	21	20	21	20	23	22	17	17
„ 120 h	27	27	21	21	26	26	22	22	22	22

XXXIV.

3 tägige Kulturen auf 10 ccm norm.

a) $pj = 20$ $pa = 19$

b) „ = 21 „ = 20

10 ccm norm. + 10 *is.* KNO_3 hinzugesetzt; durch b) sofort Wasserstoff durchgeleitet.

Dann:

	a) *pj*	a) *pa*	b) *pj*	b) *pa*
nach: 1 h 30′	22	22	21	21
„ 3 h	31	29	21,5	21,5
„ 4 h 30′	36	33	21,5	21,5
b) Wieder gelüftet.				
„ 18 h	35	34	31*	31

* Neues Wachstum.

XXXV.

3 tägige Kulturen auf 10 ccm norm.

a) $pj = 21$ $pa = 20$

b) „ = 19 „ = 18

Zu a) 10 ccm norm. + 40% Traubenzucker,

„ b) 10 ccm norm. + 40% Traubenzucker + 1% Äther hinzugesetzt.

Dann:

	a) *pj*	a) *pa*	b) *pj*	b) *pa*
nach: 5 h	24	24	18	18
„ 29 h	39	38	31	31
„ 72 h	36	36	33	33

XXXVI.

3 tägige Flocken auf norm.

$pj = 21$ $pa = 20$.

Auf norm. + 10 *is.* Glyzerin mit (b) und ohne (a) 1% Äther übertragen. Dann:

	a) *pj*	a) *pa*	b) *pj*	b) *pa*
nach: 4 h	39	37	20	20
„ 48 h	35	35	29	29
„ 78 h	35	35	31	31

XXXVII.

3 tägige Flocken auf norm.

$pj = 20$ $pa = 19$.

Auf norm. + 20 *is.* $NaNO_3$ übertragen. Sofort Wasserstoff durchgeleitet. Nach 8 h sind sämtliche Zellen noch plasmolysiert, aber fast keine ist abgestorben

XXXVIII.

3 tägige Flocken auf norm.

$pj = 20$ $pa = 19$.

Auf norm. + 20 *is.* Glyzerin übertragen. Sofort Wasserstoff durchgeleitet. Nach 4 h sämtliche Zellen plasmolysiert. An der Luft gelassen. Nach 18 h keine Plasmolyse mehr, aber nur wenige Zellen noch im Leben.

XXXIX.

3tägige Flocken auf norm. $pj = 20$, $pa = 19$.

a) Auf norm. + 20 *is.* $NaNO_3$ übertragen bei

Nach:	42°	22°	2°
8 h	Keine Plasmolyse mehr	Sämmtliche Gliederzellen noch plasmolysiert. Frühere Spitzenzellen und neue Aussprossungen nicht mehr plasmolysiert	Sämtl. Zellen plasmolysiert
	$pj = 38$, $pa = 35$	$pj = 40$, $pa = 26$	
24 h	— —	keine Plasmolyse mehr	Sämtl. Zellen plasmolysiert
	$pj = 46$, $pa = 42$	$pj = 40$, $pa = 38$	
48 h	— —	— —	Sämtl. Zellen abgestorben

b) Auf norm. + 20 *is.* $NaNO_3$ + 1% Äther übertragen bei

Nach:	42°	22°	2°
8 h	Sämtl. Zellen plasmolysiert. Einige Spitzen allerdings nicht	Sämtl. Zellen plasmolysiert, manche auch tot	Sämtl. Zellen plasmolysiert
	$pj = 23$		
24 h	Keine Plasmol. mehr. Alle früheren Zellen abgestorben. Neues Wachstum	Keine Plasmolyse mehr. Neue Aussprossungen	Sämtl. Zellen abgestorben
	$pj = 34$, $pa = 32$	$pj = 31$, $pa = 29$	

c) Auf 23 *is.* $NaNO_3$ übertragen bei

Nach:	42°, 22° und 2°
8 h	Sämtliche Zellen plasmolysiert, manche schon abgestorben.
24 h	Sämtliche Zellen abgestorben.

XL.

4tägige Flocken auf norm. $pj = 16$, $pa = 16$.

a) Auf norm. + 15 *is.* Glyzerin übertragen bei

Nach:	42°	22°	2°
4 h	Keine Plasmol. mehr. Manche Zellen tot	Keine Plasmolyse mehr. Einige Zellen tot	Sämtl. Zellen plasmolysiert
29 h	—	—	Dasselbe. Manche Zellen tot
48 h	—	—	In den seltenen lebendigen Spitzen keine Plasmolyse

b) Auf norm. + 15 *is.* Glyzerin + 1% Äther übertragen bei

Nach:	42°	22°	2°
4 h	Keine Plasmol. mehr. 1/3 der Zellen ist tot	Nur alle Spitzenzelllen und jüngeren Gliederzellen deplasmolysiert. Keine Zelle ist abgestorben	Sämtl. Zellen plasmolysiert Keine Zelle ist abgestorben
29 h	—	Keine Zelle ist plasmolysiert. Neues Wachstum usw.	Keine Zelle ist plasmolys. 1/2 der Zellen ist tot

XLI.

3 tägige Kultur auf 10 ccm norm. pj = 24,5, pa = 23. 10 ccm norm. + 0,1 % Äthylalkohol hinzugesetzt. Nach:

2′—9′ Fast alle Spitzen heftig geplatzt

	pj	pa
15′	(24,5)	23
25′	—	23
50′	—	23
2 h	(24,5)	23
6 h	—	23
26 h	24 *	23

* Neues Wachstum.

XLII.

3 tägige Kultur auf 10 ccm norm. pj = 21, pa = 20. 10 ccm norm. + 1 % Methylalkohol hinzugesetzt.

Nach:	pj [1]	pa
3′	23	22

Vakuolen in den jüngsten Zellen verschwunden[2].

Nach:	pj	pa
10′	26	23
25′	26	24
50′	24	23

XLIII.

3 tägige Kultur auf 10 ccm norm. pj = 19, pa = 19. 10 ccm norm. + 2 % Äthylalkohol hinzugesetzt.

Nach:	pj	pa
5′	22	20
10′	24	22
15′	27	24
20′	28	25
30′	28	26
50′	27	27
1 h 10′	25	26
2 h	27	25
2 h 30′	25	24
3 h	23	23
4 h	23	22
6 h	23	22

XLIV.

3 tägige Kultur auf 10 ccm norm. pj = 22, pa = 21. 10 ccm norm. + 2 % Isopropylalkohol hinzugesetzt.

Nach:	pj	pa
5′	(27)[3]	(26)
15′	(37)	(35)
25′	43	37
35′	43	39
40′	43	36
1 h	(35)	(33)
1 h 10′	(27)	(28)
1 h 20′	26	27
1 h 30′	26	26
1 h 35′	26	25
2 h	26	24
2 h 30′	25	23

XLV.

3 tägige Kultur auf 10 ccm norm. pj = 22, pa = 21. 10 ccm norm. + 2 % Isobutylalkohol hinzugesetzt.

Nach:	pj	pa
4′	(28)[3]	(26)
11′	(39)	(33)
17′	(47)	(39)
23′	50	43
29′	50	45
36′	(43)	(44)
41′	41	42
45′	(36)	(36)
52′	(29)	(31)
1 h 10′	23	24
1 h 20′	23	22
1 h 33′	23	22

1) In den Versuchen XLII—XLVII bezieht sich pj auf die erste Gliederzelle hinter der Scheitelzelle, weil diese meistens zum Platzen kam.

2) Diese Erscheinung sowie das häufige Platzen der Hyphenspitze wurde bei der Alkoholbehandlung immer beobachtet.

3) Bei der riesigen Geschwindigkeit der Turgorzunahme und -Abnahme konnte ich manchmal nach dem Alkoholzusatz nur annähernde Messungen ausführen, was durch Einklammern angedeutet ist.

XLVI.

3tägige Kultur auf 10 ccm norm. $p_j = 20$, $p_a = 20$. 10 ccm norm. + x% Amylalkohol* hinzugesetzt.

Nach:	p_j	p_a
5′	22	22
8′	24	24
13′	25	24
22′	25	24
29′	23	23
1 h 10′	23	22
2 h	21	21
4 h	20	20

* Gärungsamylalkohol ist in Wasser so gut wie unlöslich. Ich schüttelte norm. mit Amylalkohol bis zur Sättigung und setzte die entstandene Lösung zur Kultur hinzu.

XLVII.

3tägige Kultur auf 10 ccm norm. $p_j = 23$, $p_a = 21$. 10 ccm norm. + 2% Äther hinzugesetzt.

Nach:	p_j	p_a
5′	24*	22
10′	25	24
15′	26	24
21′	26	25
27′	26	26
33′	26	26
2 h	26	26

* Keine Spitze ist geplatzt.

B. Kryoskopische Versuche.

XLVIII.

Kultur auf 200 ccm norm. Ausgesät: 19. VI. 1903. Am 23. VI. 200 ccm norm. hinzugegeben. Nach 4 Tagen gebraucht. Nur einige seltene Sporangien. Die mit Fließpapier trocken ausgewischte Decke wird in zwei Portionen, A und B, geteilt.

A Frischgewicht . . . . . 0,182 g, Trockengewicht* . . . 0,053 g.

Daraus: Wassergehalt = 70,86%.

B Frischgewicht . . . . 7,030 g.

In B sind 70,86% = 4,982 g Wasser. Unter Zusatz von 10 ccm Wasser zerrieben.

Verdünnungsfaktor: $\frac{10 + 4,982}{4,982} = 3,17$.

Beobachtete Gefrierpunkterniedrigung: $\delta = -0,438^\circ$.

$\triangle$ (des unverdünnten Saftes) $= -0,438^\circ \times 3,17 = -1,385^\circ$.

In der Außenlösung: $\triangle' = -0,509^\circ$.

Osmotischer Überdruck der Decke: $\triangle - \triangle' = -0,876^\circ$.

* Es wurde meistens bei 60—80° getrocknet. Wegen des Reichtums an flüchtigen und leicht zergehenden Stoffen ergaben bei 100° getrocknete Portionen einen zu hohen Wassergehalt.

XLIX.

20tägige Keimlinge von

Phaseolus multiflorus				*Cucurbita Pepo*			
Organ	p***	$\triangle$	$p-\triangle$	Organ	p	$\triangle$	$p-\triangle$
Hypokotyl	1,5 *is.*(KNO_3)	−0,451°	+0,18 *is.*	Hypokotyl	1,25 *is.*	−0,364°	+0,186 *is.*
1. Internodium*	1,75 „ „	−0,562°	+0,06 „	Keimblätter	1,75 „	−0,420°	+1,228 „
2. Intern.**	3,25 „ „	−0,552°	+1,636 „	Plumula	1,5 „†	−0,192°	+0,561 „

* Ohne Blattorgane. ** Samt Knospe. *** In Mark und Rindenparenchymzellen. † In Mark- und Rindenzellen des Stengelchens.

L.

Substrat	Alter	Aussehen	Wassergehalt	△	△'	△−△'
200 ccm norm.* 50 ccm entnommen u. 100 ccm norm. zugesetzt	4 Tage	gleichmäßig, sporenfrei	74,44 %	1,627°	−0,804°	+ 2,02 *is.*
— 50 ccm entnommen u. 100 ccm norm. zugesetzt	6 Tage	einige Sporangien	74,48 %	2,842°	−0,881°	+ 5,734 *is.*
— 50 ccm entnommen u. 100 ccm norm. zugesetzt	8 Tage	starker Neuwachs, fast keine Spore	70,49 %	−1,844°	−0,880°	+ 2,819 *is.*
—	10 Tage	mehrere Sporangien	73,75 %	−1,101°	−0,725°	+ 1,101 *is.*

* Die normale Lösung besaß eine △' = −1,240° bis −1,260°.

LI.

Substrat	Alter	Aussehen	Zustand	Wasser %	△ °	△' °	△−△' *is.*	lebende Decke / tote Decke
200 ccm norm.	6 Tage	gleichmäßig,	lebendig	66,23	−2,568	−1,325	4,907	1,609
50 ccm entnommen u. 100 ccm norm. zugesetzt		sporenfrei		66,55	−2,391	−1,326	3,114	
—	8 Tage	starker Zuwachs,	lebendig	67,26	−3,566	−1,327	6,549	2,580
50 ccm entnommen u. 100 ccm norm. zugesetzt		sporenfrei	getötet	67,64	−2,131	−1,263	2,539	
—	10 Tage	starker Zuwachs,	lebendig	67,38	−2,854	−1,242	4,713	1,148
50 ccm entnommen u. 100 ccm norm. zugesetzt		noch sporenfrei	getötet	66,07	−2,685	−1,281	4,105	
—	12 Tage	einige Sporangien	lebendig	69,16	−2,699	−1,402	3,794	1,025
			getötet	64,95	−2,667	−1,401	3,701	

LII.

Substrat	Alter (Tage)	Aussehen	p_i	p_a	Wassergehalt %	Frischgewicht g	△ °	△' °	△−△' °
I. 50 ccm norm. (5 % Zucker)*	2	gut entwickelt	20	19	—	—	—	−1,326	—
	4	kompakte Decke	15,5	15,5	—	—	—	−1,670	—
	6	verdickte Zellwände	12	12	—	—	—	−0,628	—
	12	älterl. Aussehen	10,5	10,5	75,02	3,2125	−1,893	−0,690	1,203

* Die Kolbendimensionen waren überall dieselben.

(Fortsetzung von Tabelle LII.)

Substrat	Alter (Tage)	Aussehen	p_i	p_a	Wassergehalt %	Frischgewicht g	Δ °	Δ' °	$\Delta-\Delta'$ °
II. 100 ccm norm.	2	stärker als I	28	27	—	—	—	—1,508	—
	4	4 mal stärker als I	15	15	—	—	—	—1,310	—
	6	verdickte Zellwände	10	10	—	—	—	—0,928	—
	12	älterl. Aussehen	9	9	72,78	6,6415	—1,351	—1,046	0,305
III. 50 ccm (norm.) 10% Zucker	2	keine brauchb. Entw.	—	—	—	—	—	—2,214	—
	4	getrennte Flocken	37	34	—	—	—	—2,806	—
	6	unregelm. dünne Decke	25	21	—	—	—	—2,423	—
	12	älterl. Aussehen	18	18	67,48	5,6585	—3,439	—1,368	2,071
IV. 100 ccm norm. 10% Zucker	2	schon vollst. Decke	11	10	—	—	—	—2,625	—
	4	2 mal stärker als II	18	18		—	—	—2,556	—
	6	gefaltete Sporenbildung	12	12	—	—	—	—1,800	—
	12	altes Sporenreich	10	10	67,14	10,558	—2,713	—1,990	0,723

LIII.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta-\Delta'$
6 tägige Decke auf norm. + 5 *is.* KNO_3	29	70,51 %	—3,633°	—2,840°	0,793°
Übertragen auf 200 ccm 8,3 *is.* NaCl. Nach 48h	23	66,91 „	—3,870°	—2,920°	0,950°

LIV.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta-\Delta'$
6 tägige Decke auf norm. + 2 *is.* Traubenzucker	20	76,09 „	—2,131°	—1,500°	0,631°
Übertragen auf 200 ccm 4,7 *is.* NaCl. Nach 48h	19	68,87 „	—2,304°	—1,528°	0,776°

LV.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta-\Delta'$
a) 8 tägige Decke auf 2. norm. in Erlenmeyer-Kolben	21	77,69 „	—2,064°	—0,972°	1,092°
Wasserstoff durchgeleitet. Nach 1h 35′	15	76,70 „	—1,893°	—0,959°	0,934°
b) 5 tägige Decke auf 2. norm. in Erlenmeyer-Kolben	19	76,14 „	—1,285°	—1,013°	0,272°
Wasserstoff durchgeleitet. Nach 2h 50′	16	72,48 „	—1,124°	—1,035°	0,089°

LVI.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta - \Delta'$
a) 10tägige Decke auf norm. + 10 *is.* KNO_3 (Erlenmeyer-K.)	37	63,75 %	−5,111°	−3,860°	1,251°
Wasserstoff durchgeleitet. Nach 1 h 15′	25	62,55 „	−5,117°	−3,843°	1,274°
b) 10tägige Decke auf norm. + 10 *is.* NaCl (Erlenmeyer-K.)	31	59,39 „	−5,386°	−4,180°	1,206°
Wasserstoff durchgeleitet. Nach 1 h .	27	64,20 „	−4,939°	−4,025°	0,914°

LVII.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta - \Delta'$
10tägige Decke auf norm. + 10 *is.* KNO_3	31	66,11 „	−3,835°	−2,960°	0,875°
Abgespült und übertragen auf norm. Nach 6 h	12	79,99 „	−1,275°	−0,908°	0,367°

LVIII.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta - \Delta'$
10tägige Decke auf norm. + 10 *is.* NaCl	27	67,02 „	−4,578°	−3,960°	0,618°
Abgespült und übertragen auf norm. Nach 24 h	15	77,64 „	−1,328°	−1,055°	0,273°

LIX.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta - \Delta'$
10tägige Decke auf norm. + 10 *is.* NaCl	25	53,80 „	−4,528°	−3,580°	0,948°
Abgespült und übertragen auf norm. Nach 1 h 40′	17	79,14 „	−2,354°	−1,082°	1,272°

LX.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta - \Delta'$
10tägige Decke auf norm. + 10 *is.* NaCl	25	51,16 „	−4,131°	−3,463°	0,678°
Abgespült und übertragen auf norm. + 1 % Äther.* Nach 2 h 40′	12	73,66 „	−1,400°	−0,945°	0,455°

* Unter einer Glocke, die auf matter Glasplatte durch 95 proz. Glyzerin gedichtet war.

LXI.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta - \Delta'$
9tägige Decke auf norm.	13	79,14 „	−0,700°	−0,441°	0,259°
Auf norm. + 10 *is.* KNO_3 übertragen. Nach 7 h	30	66,50 „	−2,882°	−2,700°	0,182°

LXII.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta - \Delta'$
8tägige Decke auf norm.	16	78,19 „	−1,182°	−0,464°	0,718°
Auf norm. + 10 *is.* NaCl übertragen. Nach 2 h 45′	29	70,18 „	−4,192°	−3,936°	0,256°

LXIII.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta - \Delta'$
6tägige Decke auf norm.	16	87,37 „	−1,524°	−1,041°	0,483°
Auf norm. + 10 *is.* NaCl übertragen. Nach 24 h *	30	72,62 „	−4,385°	−3,730°	0,655°
Nach 48 h *	34	61,14 „	−8,128°	−4,170°	3,958°

* Neues starkes Wachstum an den freien Rändern.

LXIV.

	p	Wassergehalt	Δ	Δ'	$\Delta - \Delta'$
5tägige Decke auf norm.	15	77,14%	$-2,285^0$	$-1,013^0$	$+0,272^0$
Auf norm. + 10 *is.* NaCl übertragen und sofort Wasserstoff durchgeleitet. Nach 3^h	16	72,48 „	$-4,053^0$	$-4,700^0$	$-0,647^0$

LXV.

8tägige Decke auf norm.	13	70,86 „	$-1,385^0$	$-0,509^0$	$+0,876^0$
Auf norm. + 10 *is.* NaCl + 1% Äther übertragen. Nach 5^h	15	70,96 „	$-2,952^0$	$-4,370^0$	$-1,418^0$

LXVI.

6tätige Decke auf norm.	14	75,25 „	$-1,309^0$	$-0,589^0$	$+0,720^0$
1% Äthylalkohol hinzugesetzt. Nach 1^h 15′	16	75,50 „	$-2,539^0$	$-1,065^0$	$+1,294^0$

C. Messungen der Dimensionsänderung bei der Plasmolyse.

LXVII.

3tägige Spitzenzelle auf norm.

In der	h	r
In Kulturflüssigkeit	42,2 μ	1,5 μ
„ 10 proz. $NaNO_3$-Lsg.	42,2 „	1,35 „
„ 20 „ „	anfängl.	Plasmol.
	39,6 μ	1,25 μ
„ 25 „ „	39,2 „	1,20 „
„ 30 „ „	39,2 „	1,20 „

$$V_o = \pi \times 42,2 \times 1,5^2 = 2982\ \mu^3$$

$$V_p = \pi \times 39,2 \times 1,2^2 = 1772\ „$$

$$k_v = \frac{V_o}{V_p} = \frac{2982}{1772} = 1,680$$

$$k_h = \frac{h_o}{h_p} = \frac{42,2}{39,2} = 1,077$$

$$k_r = \frac{r_o}{r_p} = \frac{1,5}{1,2} = 1,25$$

LXVIII.

a) *Aspergillus niger.*

Substrat	Alter	k_h	k_r	k_v
norm.	3tägige Spitzenzelle	1,077	1,250	1,680
„	3 „ Gliederzelle	1,155	1,120	1,451
„	5 „ „	1,017	1,047	1,116

b) *Penicillium glaucum.*

norm.	3tägige Gliederzelle	1,029	1,076	1,192

c) *Botrytis cinerea.*

norm.	3tägige Gliederzelle	1,020	1,080	1,190

d) *Spirogyra*-Sp.

Erste Gliederzelle $k_h = 1,082$ $k_r = 1,158$ $k_v = 1,452$

LXIX.

Aspergillus niger.

norm. + 10 *is.* KNO_3	3tägige Spitzenzelle	k_h = 1,054	k_r = 1,363	k_v = 1,961
„ „	3 „ Gliederzelle	„ = 1,063	„ = 1,282	„ = 1,757
„ „	5 „ „	„ = 1,041	„ = 1,273	„ = 1,686
„ „	7 „ „ *	„ = 1,029	„ = 1,076	„ = 1,192
„ „	9 „ „	„ = 1,007	„ = 1,000**	„ = 1,007

* Zelle mit stark verdickter Wand. ** Plasmolytische Kontraktion nicht sicher meßbar.

LXX.

norm.	3tägige Spitzenzelle	k_h = 1,082	k_r = 1,158	k_v = 1,452
„	„ Gliederzelle	„ = 1,063	„ = 1,055	„ = 1,213

Das Mycel wurde auf 3 *is.* NaCl übertragen. Nach 24 Stunden:

3 *is.* NaCl	4tägige Spitzenzelle	k_h = 1,020	k_r = 1,080	k_v = 1,190
„	4 „ „	„ = 1,043	„ = 1,000*	„ 1,043

* Eine plasmolytische Abnahme des Durchmessers verhungernder Gliederzellen war auf verdünntem Substrat meistens nur mit den Augen schätzungsweise wahrzunehmen, nie aber mit Sicherheit zu messen.

LXXI.

norm. + 10 *is.* KNO_3	3tägige Spitzenzelle	k_h = 1,053	k_r = 1,292	k_v 1,802
„ „	„ Gliederzelle	„ = 1,041	„ = 1,273	„ = 1,686

Das Mycel wurde auf 13 *is.* NaCl übertragen. Nach 24 Stunden:

13 *is.* NaCl	4tägige Spitzenzelle	k_h = 1,076	k_r = 1,184	k_v = 1,509
„	„ Gliederzelle	„ = 1,089	„ = 1,055	„ = 1,213

LXXII.

norm.	3tägige Gliederzelle	k_h = 1,072	k_r = 1,116	k_v = 1,322

Wasserstoff durchgeleitet. Nach 2 Stunden:

norm.	3tägige Gliederzelle	k_h = 1,083	k_r = 1,105	k_v = 1,255

LXXIII.

norm. + 10 *is.* KNO_3	3tägige Gliederzelle	k_h = 1,155	k_r = 1,320	k_v = 1,743

Wasserstoff durchgeleitet. Nach 2 Stunden:

norm. + 10 *is.* KNO_3	3tägige Gliederzelle	k_h = 1,109	k_r = 1,167	k_v = 1,510

LXXIV.

norm. + 10 *is.* KNO_3	3tägige Gliederzelle	k_h = 1,063	k_r = 1,282	k_v = 1,757

Übertragen auf norm. Nach 2 Stunden:

norm.	3tägige Gliederzelle	k_h = 1,042	k_r = 1,154	k_v = 1,388

LXXV.

norm.	3tägige Gliederzelle	k_h = 1,045	k_r = 1,158	k_v = 1,442

Übertragen auf norm. + 10 *is.* KNO_3. Nach 8 Stunden:

norm. + 10 *is.* KNO_3	3tägige Gliederzelle	k_h = 1,047	k_r = 1,257	k_v = 1,655

Literatur-Verzeichnis.

Boulet, 1899. Comptes rendus, CXXIX, p. 506.

Brand, 1903. Berichte d. Deutsch. botan. Gesellsch., XXII, p. 302.

Cavara, 1901. Bullettino d. Società Botanica Italiana, 1901, p. 146.

—, 1902. Nuovo Giornale Botanico (2), IX, p. 59.

—, 1903. Atti del Congresso Botanico di Palermo (1902). Separat. 8 pp.

Clark, 1888. Berichte d. Deutsch. botan. Gesellsch., VII, p. 288.

Copeland, 1896. Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Haller Dissertation, 59 pp.

Correns, 1892. Flora, p. 87.

D'Arsonval, 1901. Comptes rendus, CXXXIII, p. 84.

De Vries, 1884. Jahrb. f. wiss. Botan., XIV, p. 428.

Dieterici, 1891. Wiedemanns Annalen, XLII, p. 513.

—, 1892. Ebenda, XLV, p. 207.

—, 1893. Ebenda, L, p. 47.

Errera, 1901. Recueil de l'Institut Botanique d. Bruxelles (1902), V, p. 193.

Eschenhagen, 1880. Über den Einfluß von Lösungskonzentration auf den Turgor usw. von Schimmelpilzen. Leipziger Dissertation, 56 pp.

Fischer, A., 1903. Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl.

Fitting, 1903. Jahrb. f. wiss. Botan., XXXVIII, p. 545.

Fljoroff, 1901. Referat von Rothert in Botan. Zentralbl., LXXXVII, p. 273.

Haberlandt, 1902. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, CXI, p. 69.

Hamburger, 1902. Osmotischer Druck und Ionenlehre in den medizinischen Wissenschaften. 1. Band.

Hilburg, 1881. Untersuch. aus d. botan. Institut zu Tübingen, I, p. 23.

Höber, 1902. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe.

Kaufler, 1903. Zeitschr. f. physikal. Chemie, XLIII, p. 686.

Klebs, 1891. Botanische Zeitung, p. 789.

Kohlrausch u. Holborn, 1898. Leitvermögen der Elektrolyte.

Kosiński, 1901. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXV, p. 137.

Landolt u. Börnstein, 1898. Chemisch-physikalische Tabellen, 2. Aufl.

Lopriore, 1895. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXVIII, p. 531.

Mayenburg, v., 1901. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXVI, p. 381.

Maquenne, 1895. Comptes rendus, CXXI, p. 834.

—, 1896. Ebenda, CXXIII, p. 898.

—, 1897. Ebenda, CXXV, p. 576.

Matruchot et Molliard, 1902. Révue génér. de Botanique, XIV, p. 477.

Miehe, 1902. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXVII. Separat (Leipziger Habilitationsschrift), 67 pp.

Nathansohn, 1902. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXVIII, p. 241.

Nernst, 1900. Theoretische Chemie, 3. Aufl.

Overton, 1895. Vierteljahrsschrift d. naturforsch. Gesellsch. in Zürich, XL, p. 159.

—, 1897. Zeitschr. f. physikal. Chemie, XXII, p. 89.

—, 1899. Vierteljahrsschrift d. naturforsch. Gesellsch. in Zürich, XLIV, p. 88.

—, 1900. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXIV, p. 699.

—, 1901. Studien über Narkose.

—, 1902. Archiv f. d. gesamte Physiologie, XCII, p. 115.

Pantanelli, 1900. Atti d. Società d. Naturalisti i. Modena, XXXIII, p. 182.
—, 1902. Malpighia, XV, p. 363.
—, 1903. Ebenda, XVI, p. 457; XVII, p. 39.
—, 1904. Ebenda, XVIII, p. 98.
Pfeffer, 1875. Die periodischen Bewegungen der Blattorgane.
—, 1877. Osmotische Untersuchungen.
—, 1890. Abhandlungen d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften, XVI, p. 185.
—, 1892. Ebenda, XIX, p. 151.
—, 1893. Ebenda, XX, p. 233.
—, 1897. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1. Band.
—, 1901. Ebenda, 2. Band, 1. Hälfte.
Pulst, 1902. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXVII, p. 205.
Purjewič, 1899. Referat im Botan. Zentralbl., 1901, LXXXVII, p. 141.
Ramsden, 1894. Zeitschr. f. physik. Chemie, XV, p. 703.
Reinhardt, 1899. Festschrift für Schwendener, p. 425.
Richards, 1897. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXX, p. 665.
Rothert, 1903. Ebenda, XXXIX, p. 1.
Rysselberghe, van, 1899. Mémoires d. Academie d. Belgique, LVIII, p. 1.
—, 1901. Bulletin d. Academie d. Belgique, p. 173.
Schwendener u. Krabbe, 1893. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXV, p. 323.
Schröder, v., 1903. Zeitschr. f. physikal. Chemie, XLV, p. 75.
Sokolowa, 1897. Bulletin d. Societé d. Naturalistes de Moscou (2), XI, p. 167.
Stange, 1892. Botan. Zeitung, L, p. 253.
Thiele, 1896. Die Temperaturgrenze bei Schimmelpilzen in verschiedenen Nährlösungen. Leipziger Dissertation, 36 pp.
Townsend, 1897. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXX, p. 484.
Tswett, 1896. Bulletin du Laboratoire Botanique d. Génève, I, p. 127.
Vandevelde, 1900. Archives internationales d. Pharmacodynamie usw., VII, p. 123.
Wallengren, 1902. Zeitschr. f allgem. Physiologie, I, p. 67.
Wehmer, 1891. Botan. Zeitung, XLIX, p. 233.
Wortmann, 1889. Ebenda, XLVII, p. 229.
Zawidsky, 1903. Zeitschr. f. physikal. Chemie, XLIII, p. 612.

Über die
Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. I.

Von

E. Giltay.

Mit 3 Textfiguren.

Schon seit längerer Zeit gehörte es zu meinen Wünschen, bei dem im Garten der hiesigen landwirtschaftlichen Hochschule gegebenen Praktikum in der Biologie der Blüte meine Schüler die Bedeutung der Krone für den Insektenbesuch wahrnehmen zu lassen. Jedoch hat es sich nicht als so ganz leicht herausgestellt, eine geeignete Form für die Experimente zu finden. Mehrere Jahre habe ich im Sommer kürzere oder längere Zeit dafür opfern müssen. Im vorliegenden Aufsatz gebe ich den ersten Teil der Resultate der zu diesem Zweck angestellten Versuche.

In der Literatur findet man nicht besonders viel über unser Thema angegeben. Gewöhnlich wird der Satz, daß die Krone eines der bedeutendsten Lockmittel der Blüte für die Insekten bilde, einfach als Axiom hingestellt. Genauer mitzuteilen, worauf er eigentlich beruht, scheint man öfters garnicht der Mühe wert zu betrachten; vergleiche zB. das so anregende und ausführliche Pflanzenleben Kerner von Marilauns, p. 178, Bd. II, Darwins Cross and Selffertilisation of plants, p. 425 (obgleich dieser einige Versuche mitteilt), Sachs, Lehrbuch der Botanik, p. 524 (4. Aufl.), Wiesner, Biologie der Pflanze, p. 141, Strasburger, Noll, Schenck, Schimper, Lehrbuch der Botanik, p. 254.

Die zitierten Stellen nehmen den Standpunkt an, der für uns Menschen gewiß am meisten auf der Hand liegt. Weiterhin führt er sich vielleicht auf das berühmte Werk Sprengels, Das entdeckte Geheimnis der Natur, Berlin 1793, zurück, in welchem die Bedeutung der Krone ganz vom menschlichen Standpunkte aus gedeutet und einfach angenommen wird, daß die Krone zu den stärksten Lockmitteln der Pflanze für die Insekten gehöre. P. 15

sagt er zB.: „Wenn ein Insekt durch die Schönheit einer Krone oder durch einen angenehmen Geruch einer Blume gelockt wird“, usw.

Doch ist es bei einigem Nachdenken wohl deutlich, daß ein derartiges Verfahren nicht als zulässig betrachtet werden darf.

Bekanntlich ist es nicht einmal für alle Menschen wahr, daß sich schön gefärbte Blumenkronen gegen die Umgebung, also gewöhnlich gegen die grünen Blätter, deutlich abheben. Es gibt Menschen, deren Farbensystem stark von dem gewöhnlichen abweicht, und diese werden daher mit dem eigentlich nicht passenden Namen Farbenblinde bezeichnet. Für einen meiner Freunde, der in hohem Grade sogenannt rotblind ist, ist es schwer, an einem Kirschbaum die fast reifen Früchte zu sehen, weil sie sich von der Umgebung nicht genügend abheben: und als ich einmal mit ihm einen Spaziergang machte, unterschied er ein in einiger Entfernung befindliches Feld mit feurig roten Tulpen nicht von der Umgebung des frisch gepflügten Landes.

In solchen Fällen ist es also leicht genug zu zeigen, daß ein abnormales Unterscheidungsvermögen für Farben vorhanden ist. Man hat aber weiterhin zu bedenken, daß es streng genommen im allgemeinen nicht möglich ist zu beurteilen, ob zwei Personen, die der Farbe einer Fläche denselben Namen geben, sich wohl gleiches vorstellen. Farbe ist eben eine subjektive Sache, sie besteht nur in der Vorstellung, und man kann es höchstens als wahrscheinlich betrachten, daß mehrere Menschen, an deren Farbensinn nichts abnormales zu finden ist, eine bestimmte farbige Fläche auch ähnlich wahrnehmen.

Wie viel vorsichtiger muß man nun aber bei Insekten sein, deren Organisation von der unsrigen so überaus verschieden ist.

Ich betrachte es denn auch als ein großes Verdienst Plateaus, daß er, so viel ich weiß, zum ersten Male der Frage der Anlockung seitens der Krone in detaillierter Weise näher getreten ist und darüber viele Experimente angestellt hat. Es gibt zwar hierüber auch Beobachtungen von anderen — man kann hierüber die Einleitung zu den Nouvelles recherches Plateaus nachlesen —, dieselben sind aber viel weniger umfassend als diejenigen Plateaus. Ich gehe daher von der Plateauschen Arbeit aus und werde erst im speziellen Teil noch einige andere frühere Untersuchungen besprechen.

Wie sich aus dem folgenden ergeben wird, bin ich zwar mit Plateau nicht einverstanden, aber in meinen Augen wird hierdurch sein Hauptverdienst nicht geschmälert.

Plateau hat über unseren Gegenstand eine ganze Reihe kleiner Abhandlungen veröffentlicht. Bevor ich zu meinen eigenen Versuchen übergehe, werde ich diese der Hauptsache nach besprechen.

1. Comment les fleurs attirent les insectes. Bulletin de l'Académie Royale des sciences, des lettres et des beaux arts de Belgique, Bruxelles 1895, p. 466—487, 1. Pl.

Die erste Versuchspflanze bildet die *Dahlia*. Der Verf. maskiert die peripherischen Blüten der Infloreszenzen dadurch, daß er quadratische Scheiben aus weißem, schwarzem und auch farbigem Papier schneidet, mit einer Öffnung in der Mitte von der Größe des gelben Zentrums, und sie dann in geeigneter Weise mit einer Insektennadel befestigt. Bei einer zweiten Serie werden dann auch noch die zentralen Blüten mit einem zweiten Papierscheibchen unsichtbar gemacht.

Es zeigte sich, daß die Besuche bei vier derartigen Infloreszenzen mit noch sichtbaren gelben Blüten innerhalb 1 Stunde waren:

	rotes Papier	violett. Papier	weißes Papier	schwarz. Papier	Total
Bombus . . .	2	0	9	0	11
Vanessa . . .	8	6	3	1	18
Megachile . .	1	0	0	1	2

Verf. schließt aus diesem Versuch, daß Rot und Weiß die Insekten etwas stärker angezogen zu haben scheinen, als Violett und Schwarz. Er bemerkt jedoch weiterhin sofort, daß diese Folgerung, wie sich später ergeben wird, falsch ist.

Bei einer zweiten Versuchsreihe bedeckt er nun auch die gelben Blüten in der erwähnten Weise und findet:

Quadratscheibe:	roth	violett	violett	schwarz	Total
Zentralscheibe:	weiß	grün	weiß	weiß	
Bombus	1	0	1	1	3
Vanessa	11	6	4	3	24
Megachile	1	0	0	1	2
					29

Die Totalzahl ist also der vorigen gleich, obschon die Umstände dem Insektenbesuch ungünstiger waren (bessere Maskierung, weniger Sonne, weniger Insekten).

Verf. schließt, daß die Form der Blüten des Köpfchens beim Insektenbesuch gewiß keine Rolle spielt.

Obgleich diese Folgerung richtig sein kann, scheint mir doch etwas sehr wichtiges zu ihrer Beurteilung zu fehlen, nämlich die Zahl der Insekten, die während des erwähnten Versuches die nicht bekleideten Blüten besuchten.

Verf. bespricht nun weiter die Frage, inwieweit die Farbe der Blüten die Insekten lockt. Zunächst weist er auf die Unzulänglichkeit der bisherigen Experimente hin, bespricht mehrere Fälle, die auf einen sehr entwickelten Geruchssinn bei Insekten hinzuweisen scheinen, und stellt dann Experimente an, um zu sehen, ob es bei der *Dahlia* die Farbe sein könne, welche die Insekten anzieht.

Er verwendet nun als maskierenden Stoff *Ampelopsis*-Blätter, und zwar zunächst wieder in der Art, daß er die zentralen Blüten sichtbar läßt, dann aber auch so, daß auch diese mit einem zweiten *Ampelopsis*-Blättchen maskiert werden. Im ersteren Falle wurden in einer Stunde bei 20 bekleideten Köpfchen 36 Besuche notiert, und im zweiten bei denselben Köpfchen in derselben Zeit 38.

Auch hier fehlen Zahlen über den Besuch an nicht bekleideten Köpfchen.

Verf. schließt, daß weder Form noch Farbe die Insekten anziehen. Er hält dafür, daß es besonders, und vielleicht ausschließlich, der Geruch ist, welcher sie zu den Blüten führt.

Mir scheint dieser Schluß nicht gerechtfertigt zu sein. Es könnte doch sehr wohl sein, daß die Farben dazu dienten, um die Insekten zunächst aus größerer Entfernung herbeizulocken. Dies brauchte nicht zu verhindern, daß, wenn gewisse Insekten einmal gewohnt sind, eine bestimmte Stelle zu besuchen, sie auch dann, wenn die Blüten maskiert sind, dieselben sofort, durch den Geruch zB., auffinden.

In der vierten Versuchsserie bekleidete Verf. alle *Dahlia*-Köpfchen, die an der Pflanze gelassen waren.

Bombus, *Vanessa* und *Pieris*-Arten kamen wie an den vorigen Tagen.

Verf. zieht denselben Schluß wie oben. Meiner Meinung nach ist dies jedoch nicht gerechtfertigt, wie ich oben schon darlegte.

Sehr merkwürdig scheint mir folgender Satz:

„Dès que par un accident quelquonque, relativement rare du reste, un coeur jaune est bien à découvert, l'insecte qui vole autour de la plante le trouve tout de suite, soit par la vue, soit par l'odorat, soit par les deux sens à la fois“ (p. 484).

Es ist mir unbegreiflich, warum Verf. nicht folgert, daß es in diesem Falle doch wohl gewiß hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, der Gesichtssinn war, der die Insekten zu den Blüten führte; für den Geruchssinn konnte ja bei einem um die Pflanze fliegenden Insekt ein einziges Köpfchen doch kaum besser

bemerkbar werden, wenn die Bedeckung des Zentrums des Köpfchens entfernt war, als wenn sie noch unverändert angetroffen wurde.

2. Felix Plateau, Comment les fleurs attirent les insectes. Recherches expérimentales, 2e partie. In dieser zweiten Abhandlung verfolgt Verf. den Besuch bei Blüten, denen die Krone geraubt wurde. Im Anschluß an Charles Darwin wird zunächst mit *Lobelia Erinus* experimentiert. Das Resultat war, daß bei intakten Blüten 33 Besucher Honig saugten, gegenüber 25 bei entkronten, während intakte Blüten außerdem noch von 25 Insekten besucht wurden, die sich bloß darauf setzten, ohne Nahrung aufzunehmen, gegenüber 16 Insekten, welche entkronte Blüten auf diese Art besuchten.

Ähnliche Resultate wurden mit *Oenothera biennis*, mit *Ipomoea purpurea*, mit *Delphinium Ajacis*, *Centaurea Cyanus* und *Digitalis purpurea* erhalten, während *Bombus*-Arten bei *Antirrhinum majus* zwar noch um die verstümmelten Blüten flogen, sich aber nicht mehr darauf setzten, was Verf. der geänderten Lage des Eingangs in diese Blüten zuschreibt.

Es scheint mir, daß man bei diesen Versuchen auch wieder eine Bemerkung machen könnte, die sich mir schon bei der ersten Abhandlung des Verfassers aufdrängte, nämlich, daß die Versuchspflanzen leider auf ihrem ursprünglichen Standorte gelassen wurden. Es konnten nun die Besucher in erster Linie aus Insekten bestehen, die schon längere Zeit daran gewohnt waren, diese Stelle mit Versuchspflanzen zu besuchen. In diesem Falle könnte dann wieder der Blütenduft herangezogen werden, um zu erklären, daß die in unmittelbarer Nähe befindlichen Blüten auch aufgefunden wurden. Es ist aber, wie mir vorkommt, einleuchtend, daß dies nicht zu verhindern braucht, daß auch die Farbe der Kronen ein sehr wirksames Lockmittel sein kann.

Auch bei *Heracleum Fischeri* wurde gezeigt, daß die Insekten fortfahren, die Blüten zu besuchen, nachdem dieselben durch umhüllende Blätter bedeckt wurden. Auch hier gilt derselbe Einwand, wie bei *Dahlia*.

3. Felix Plateau. Comment les fleurs attirent les insectes. 3e partie, Bruxelles, 1897.

Der Verf. bespricht zunächst, inwieweit Insekten gewisse Farbenvariationen bei derselben Spezies bevorzugen. Verf. kommt auf Grund seiner Versuche zu dem Resultat, daß dieselben ihnen vollständig gleichgültig sind. So bei *Centaurea Cyanus*, *Dahlia*

variabilis, Scabiosa atropurpurea, Linum grandiflorum und *Linum usitatissimum.* Auch bei Darwin und Bonnier weist Verf. Stellen nach, wo ähnliches angegeben wird.

Weiterhin bespricht Verf. Fälle, in denen Blüten zunächst nicht besucht wurden, weil Honig fehlte, wo nachher aber, durch Hinzugeben dieser Substanz, ausgiebiger Besuch herbeigelockt wurde. Er will hieraus abgeleitet wissen, daß die Blütenfarbe für den Besuch von keinem Nutzen sei. Mir scheint dies ein Fehlschluß zu sein, denn ich finde es ganz natürlich, daß Blüten, auch wenn sie mit starken Lockmittel versehen sind (einerlei welcher Art), dennoch von Insekten nicht dauernd besucht werden, wenn sie nichts Genießbares enthalten. Es wird dann wohl einmal gelegentlich ein Besuch durch einen „Neuling" vorkommen, aber die Zahl dieser Besuche ist natürlich so verschwindend klein gegenüber den normalen Besuchen, daß es die Frage ist, wie lange man würde beobachten müssen, um sie wahrzunehmen.

Werden aber die Blüten mit Honig versehen, dann ändert sich die Sache, wenigstens in gewissen Zeiten des Jahres und in bezug auf Bienen. Bei schlechter Tracht nämlich — wie ich zuerst von meinem Lehrer der Bienenwirtschaft, Herrn Kelting in Santpoort, erfuhr — werden Bienen sehr stark vom Honigduft gelockt, sodaß es öfters sogar große Mühe kostet, dieselben von Räuberei abzuhalten. Bei schlechter Tracht werden Bienen nun natürlich ebensogut nach *Pelargonium*-Blüten gelockt, wenn man dieselben mit Honig versehen hat, als nach jedem anderen zugänglichen Ort, wo sich dieser Stoff befindet.

Schon Perez[1]) hatte dergleichen bei *Pelargonium zonale* beobachtet, und Verf. stellte ähnliche Versuche an. Perez hatte jedoch wahrgenommen, daß sich bei den *Pelargonium* besuchenden Bienen „die rote Farbe der Blüten" am Ende mit Honiganwesenheit assoziiert hatte, denn zuletzt setzten sich auch Bienen auf Blüten der erwähnten Spezies, denen man keinen Honig gegeben hatte, während er vor dem Beginn des Versuches solche Besuche bei honiglosen Blüten niemals wahrgenommen hatte. Plateau bestreitet dies. Er sah niemals die Insekten sich auf nicht mit Honig versehene Blüten setzen[2]). Doch erwähnt er von einem *Bombus:* „il

1) J. Perez, Notes zoologiques, Bordeaux 1894, p. 25.

2) Ich muß hier der Hauptsache nach Perez Beifall zollen; auch ich habe es bei diesbezüglichen Versuchen gesehen, und zwar öfters. Nur scheint es mir, daß es auch ein spezieller Blütenduft gewesen sein könnte, der sich mit der Anwesenheit des Honigs assoziierte. Ich werde hierüber näheres in meinem zweiten Aufsatz mitteilen.

lui arrivait de se diriger vers des *Pelargonium* non munis de miel; il se bornait alors a voler en tournant rapidement autour, sans se poser"[1]) u.s.w. Am nächsten Tag sah er ähnliches bei fünf anderen *Bombus*-Individuen. Verf. scheint großes Gewicht darauf zu legen, daß das Insekt sich nicht setzte. Mir scheint dies ziemlich gleichgültig zu sein. Wenn es sich zur Abwechslung von mit Honig versehenen auch zu honiglosen Blüten wendet, ist mir dies ein Hinweis dafür, daß irgend etwas an diesen Blüten das Insekt gelockt hat. Um zu erklären, daß es sich nicht setzte, hat man nur anzunehmen, daß es das Fehlen des Honigs schnell gerochen hat. Daß bei Perez die Insekten sich wohl setzten, könnte zB. eine Folge davon sein, daß der Honig, den Plateau seinen Insekten geboten hat, etwas weniger duftend gewesen ist.

Mir sind nur gerade die Beobachtungen Perez' sehr interessant, denn sie sind mir ein Hinweis darauf, daß sich die Bienen, im Gegensatz zu dem, was Bethe behauptet, wahrscheinlich nicht immer wie Reflexmaschinen betragen, sondern daß sie auch imstande sind, zu lernen[2]).

Ich sagte oben, daß ein solches Betragen der Bienen nur in einer gewissen Jahreszeit stattfinden wird. Wie mir gleichfalls Herr Kelting zuerst mitteilte, werden die Bienen bei guter Tracht von Honigduft durchaus nicht angezogen. Sie bevorzugen dann immer die Blüten, und lassen ganz leicht zugänglichen Honig völlig unberücksichtigt.

4. Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs. 2e partie: Le choix des couleurs par les insectes, par F. Plateau. Paris 1899.

Nach einer größeren historischen Einleitung, wobei besonders die großen Widersprüche hervorgehoben werden, zu denen die Untersuchungen der verschiedensten Autoren führten, werden eigene Versuche besprochen.

Verf. hebt hervor, daß zum Studium der Bevorzugung, welche die Insekten einer gewissen Farbe gegenüber zeigen könnten, eigentlich nur eine Methode existiere, nämlich jene, die Frequenz der Besuche zu studieren, die bei verschiedenfarbigen, im übrigen

---

1) l. c., p. (17) 31.

2) Albrecht Bethe, Dürfen wir den Bienen und Ameisen psychische Qualitäten zuschreiben? (Bonn, Strauß, 1898). Es heißt hier auf p. 85 zB.: „Ameisen und Bienen sind unfähig, auf Grund von Erfahrungen etwas qualitativ Neues zu leisten; sie reagieren wie sie reagieren müssen; sie lernen nicht."

möglichst verwandten Formen derselben Spezies gemacht werden; in diesem Falle kann es sogar sehr wohl sein (was auch das beste wäre), daß die Pflanzen nur in den Blütenfarben differieren.

Zu diesen Versuchen wurde zunächst *Salvia Horminum* verwendet, die bekanntlich mit rosa und mit blauen Blüten existiert. Verf. gebraucht zweierlei Versuchsanordnungen. Zunächst nimmt er die Blütenzahl bei beiden Varietäten gleich groß. Er kommt dann zu dem Resultat, daß die Zahl der Besuche von *Anthidium manicatum* und *Megachile ericetorum* bei der rosa und bei der blauen Rasse fast ganz gleich ist. Weiterhin wird aber auch beobachtet, ob bei ungleicher Zahl von roten und blauen Blüten die Besuche den Frequenzzahlen dieser beiden Blütensorten parallel gehen. Es zeigte sich, daß dies öfters wenigstens annähernd der Fall war. So in bezug auf *Bombus terrestris*: 1. bei weißen und rosa *Althaea*-Formen, 2. bei blauem und rotem *Delphinium ajacis* und 3. bei purpurnen und rosa *Scabiosa atropurpurea* (für die weiße Form weicht hier die Zahl mehr ab). So gab auch *Bombus muscorum* bei roten, gelben und weißen *Zinnia elegans* wenigstens noch ziemlich annähernd ein ähnliches Resultat, ebenso *Apis mellifica* bei *Centaurea Cyanus* und bei *Scabiosa atropurpurea*. Die Abweichungen beziehen sich auf gelbe *Zinnia elegans*, die, wie Verf. erwähnt, wegen ihres stärkeren Pollengehaltes mehr besucht wurde, dann aber auch auf weiße *Centaurea Cyanus*, bei welcher letzteren Pflanze kein Grund für die sehr starke Abweichung angegeben wird. In letzterem Falle nämlich traten die Besuche statt mit 8,4% nur mit 2,7% auf.

Zweiflügler gaben mit purpurnen und rosa *Scabiosa*-Blütenköpfchen wieder ein leidlich gutes Resultat, bei weißen Blütenköpfchen jedoch war auch hier eine ziemlich erhebliche Differenz vorhanden (Blütenköpfchenzahl 8,7%, Besuche 5,6%). Eine genügende Übereinstimmung zeigte sich weiterhin bei rosa und gelben *Zinnia*-Blütenköpfchen; weiße Blütenköpfchen waren aber in der Anzahl 10,6% vorhanden, Besuche fanden jedoch bloß 3,1% statt.

Auch Lepidopteren gaben ähnliche Resultate. Bei gewissen Farben war wieder genügende Übereinstimmung zwischen Blumenzahl und -besuch vorhanden, bei anderen jedoch nicht. So besuchte *Papilio Machaon* weiß fast nicht, gelb aber fast zweimal zu viel; *Gonioptery x rhamni* besuchte im Gegenteil gelb und rot nicht, während *Vanessa Jo* rote Blüten ebenfalls nicht besuchte.

Während nun Verf. schließt, daß die Zahl der Besuche der Anzahl der Blüten von einer bestimmten Farbe parallel läuft,

scheint mir dies aus seinen Zahlen doch wenigstens nicht allgemein hervorzugehen. Die Abweichungen scheinen mir zum Teil viel zu groß zu sein.

Verf. stellt nun am Ende dieser Abhandlung seine Schlüsse auf eine Weise zusammen, die mir nicht unerheblich von der abzuweichen scheint, die er am Ende seiner ersten Abhandlung angewandt hat. Um meine Meinung zu verdeutlichen, stelle ich folgende Stellen einander gegenüber:

1. Erste Abhandlung p. 487.

(20) Ni la forme, ni les couleurs vives des capitules ne semblent avoir d'action attractive;

(30) Les fleurons périphériques colorés des *Dahlias* simples et, par conséquent, des capitules des autres Composées radiées n'ont pas le rôle vexillaire ou de signal qui leur a été attribué;

(40) La forme et la couleur ne paraissent pas avoir de rôle attractif, les Insectes sont évidemment guidés vers les capitules par un autre sens que la vue, sens qui est probablement l'odorat.

2. Nouvelles recherches, p. 370.

J'admets parfaitement que l'insecte puisse s'apercevoir à distance de l'existence de fleurs, soit parce qu'il voit leurs contours de la même manière que nous, soit parce qu'il perçoit un contraste quelconque entre ces fleurs et leur entourage, j'odmets que concurremment avec l'odorat, quoique à un bien moindre degré, cette perception visuelle vague puisse diriger l'animal vers l'ensemble de la masse florale; mais arrivé là, si les fleurs ne diffèrent entre elles que par la couleur seulement, il prouvera par ses actes qu'il lui est parfaitement égal, comme dit Bulman, que les corolles soient bleues, rouges, jaunes, blanches ou vertes.

Wenn Verf. nun in der ersten Abhandlung sagt, daß die Randblüten der Dahlien die Bedeutung eines Schauapparates nicht haben, daß die Insekten zu den Blüten durch einen anderen Sinn geleitet werden als durch das Gesicht, dann scheint mir dies mit seinen Schlüssen in der zweiten Abhandlung unvereinbar zu sein, wo er zwar dem Geruch eine größere anziehende Wirkung zuschreibt, aber dennoch zugibt, daß auch die Gesichtswahrnehmung die Insekten zu den Blüten leiten kann.

Ob die Farben oder vielmehr die verschiedenen Lichtsorten für die Insekten gleichwertig sind oder nicht, scheint mir eine

Sache von untergeordneter Bedeutung, wenn nur erst feststeht, daß die farbigen Kronen Insekten tatsächlich und deutlich anlocken.

Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich die ersten Äußerungen des Verf. als mehr den eigentlichen Plateauschen Standpunkt bezeichnend annehme. Vielleicht hat sich letzterer aber im Lauf seiner Untersuchungen schon etwas geändert. Es scheint mir dies auch noch daraus hervorzugehen, daß, als er am Ende seiner fünf ersten Aufsätze die Resultate rekapituliert, der oben zitierte Schluß im ersten Aufsatz „ni la forme, ni les couleurs vives des capitules ne semblent avoir d'action attractive" geändert wird in „ni la forme, ni les couleurs vives des fleurs ne semblent avoir de rôle attractif important[1]).

Jedenfalls aber hat Plateau wertvolle Untersuchungen angestellt, die wieder zu anderen Experimenten geführt haben. Ich gehe zu ihrer Besprechung jetzt über.

Die Untersuchungen Forels. In Verbindung mit den Einwänden, die ich oben gegen die Plateauschen Ansichten gemacht habe, war ich gesonnen, dieses Jahr einen Teil seiner Untersuchungen nachzuprüfen. Nachdem mir jedoch zufällig Forels „Sensations des insectes, critique des expériences faites dès 1887" in die Hände gekommen waren, glaube ich dessen größtenteils überhoben zu sein.

Forel hat nämlich einige Experimente zur Prüfung der Sache angestellt, und aus diesen wenigen schon geht, meiner Meinung nach, unzweideutig hervor, daß Plateau sich geirrt hat.

Forel stellt zunächst Versuche mit Dahlien an. Er maskiert a) 45 Köpfchen mit einem Weinblatt, das genügend gerollt wird, um alles zu bedecken. Dann werden b) bei vier Köpfchen nur die gelben Herzen bedeckt, und weiterhin c) bei einem Köpfchen die peripheren Blüten maskiert und das gelbe Herz durch eine mittlere Öffnung sichtbar gelassen. Auch bleiben noch wenigstens 10 Blüten unbehandelt. Die Blüten wurden stark besucht; im Mittel war immer eine Biene pro Köpfchen anwesend.

Das Resultat ist, daß zunächst der Besuch der ganz maskierten Blüten völlig aufhört.

Oft gehen die Bienen zu den Blüten b, doch verlassen sie dieselben gewöhnlich sofort wieder. Nur einige Male begeben sie sich unter das Blatt. Besonders gern tun dies die *Bombus*.

1) P. 34 des Aufsatzes. Der gesperrte Druck rührt von mir her.

Die Exemplare c werden ganz wie normale Blüten besucht.

Eins der Köpfchen war schlecht maskiert und ließ ein rotes Blatt durchkommen. Zuweilen gingen einige Bienen zu ihm.

Einer Biene gelingt es, den Zugang zu einem maskierten Blütenköpfchen zu finden. Von diesem Augenblick an kommt sie — also immer dieselbe Biene — öfters zu diesem Köpfchen zurück. Übrigens sucht fast keine Biene um die mit Weinblättern bedeckten Blütenköpfchen herum.

Später am Tage jedoch änderte sich die Sache ganz. Nach ungefähr drei Stunden hatten mehrere andere Bienen die maskierten Blütenköpfchen aufgefunden. Die anderen folgten dem Beispiel, und alsbald wurden die meisten der umhüllten Blütenköpfchen wieder besucht.

Mir scheint aus diesen Versuchen unzweideutig hervorzugehen, daß bei der *Dahlia* die Krone einen hohen Einfluß auf den Insektenbesuch ausübt. Forel meint, daß Plateau seine Blüten in erster Linie ungenügend maskiert habe, obendrein aber, daß Plateau den Anfang seines Versuchs nicht genau genug beobachtet habe.

Ein anderes Mal machte Forel noch folgende interessante Beobachtungen:

Es befanden sich in 10—20 m Entfernung von den Dahlien ein Feld mit zahlreichen gelben Hieracien und auch ein Beet mit Petunien. Diese beiden letzteren wurden von Bienen nicht besucht. Er nahm nun drei Petunien von einer mit den Dahlien übereinstimmenden Farbe, befestigte in der Mitte jeder Blüte ein gelbes *Hieracium* so mit einer Nadel, daß dieses Kompositum gröblich einer *Dahlia* glich, und stellte sie in die Mitte des *Dahlia*-Feldes.

Während einer halben Stunde werden nun viele Bienen, sowie auch einige Fliegen und Hummeln, von diesen Artefakten angezogen. Mehrmals setzen sie sich darauf, um jedoch alsbald, nachdem sie ihren Irrtum bemerkten, wieder fortzufliegen. Anfangs fliegen sogar fast ebenso zahlreiche Bienen nach den künstlich zusammengestellten Blüten, wie nach den Dahlien. Am Ende einer halben Stunde fliegen jedoch nur noch wenige Bienen den Artefakten zu. Sie haben, wie es scheint, im Gedächtnis behalten, daß in diesen *Dahlia*-ähnlichen Blüten nichts eßbares zu finden ist. Dieses bildet also ein Seitenstück zu den Versuchen Perez' und besagt aufs neue, daß die Bienen imstande sind, etwas zu lernen.

Auch über den Geruch der Bienen hat Forel Versuche angestellt. Das meiste wolle man im Original nachsehen. Hier

möchte ich nur noch bemerken, daß die Bienen künstliche, mit Honig versehene Blüten durchaus nicht sofort bemerken, wenn sie mit anderen Blüten emsig beschäftigt sind. Erst wenn eine dieselben aufgefunden hat, kehrt sie öfters zurück, und es folgen bald auch zahlreiche andere dieser einen nach. Auch zeigte es sich — wiederum ganz wie bei den Perezschen Versuchen —, daß sich am Ende das Gedächtnis an das Äußere der künstlichen Blüten und der farbigen Papiere mit der Erinnerung an den wenigstens in einigen Exemplaren vorhandenen Honig assoziierte, denn zuletzt besuchten sie auch Papierstücke, die nicht mit Honig versehen wurden. Dieses fand sogar statt, als nach dem Ablauf der Versuche die Papiere weggenommen wurden, um sie nach Hause zu bringen, weil sie jetzt schon an einem anderen Ort waren; es konnte jetzt nicht Ortsgedächtnis sein, das die Insekten den Papieren zuführte.

Dieses möge genügen, um zu zeigen, in wie hohem Grade Forel von Plateaus Ansichten abweicht. Auch in anderen Fällen als den von uns besprochenen ist Forel ganz anderer Ansicht. Auch hält er es für einen Hauptfehler Plateaus, daß dieser nicht beachtet hat, daß bei Insekten das Ortsgedächtnis eine sehr große Rolle bei ihren Blütenbesuchen spielen kann.

Eigene Untersuchungen.

Ursprünglich wollte ich, wie wir soeben schon sahen, neben Originalversuchen auch eine Nachprüfung der Plateauschen Experimente ausführen. Konnte letzteres nach den Forelschen Versuchen unterbleiben, so meine ich doch meine Originalversuche, die in ganz anderer Art angestellt wurden, mitteilen zu müssen.

Fast alle meine Experimente wurden mit ein und derselben Pflanze angestellt, die mir hierfür ganz besonders geeignet schien, nämlich mit *Papaver Rhoeas*.

Die betreffenden günstigen Eigenschaften dieser Art sind folgende:

1. Ihre Blüten sind mit ihrem eigenen Pollen völlig steril;
2. sie ist sehr bequem ihrer Krone zu berauben;
3. sie ist leicht zu kultivieren;
4. sie ist reichblütig;
5. sie wird von Bienen und Hummeln (und einigen anderen Insekten) stark besucht.

Zunächst kultivierte ich drei Gruppen von diesen Pflanzen. In der einen wurden die Blüten ihrer Krone beraubt, in der zweiten und dritten jedoch intakt gelassen. Eine von diesen letzteren diente zur Demonstration der Sterilität bei Verhinderung des Insektenbesuches. Weil also die Blüten selbststeril sind, schien es mir aus dem Samenansatz in den beiden anderen Gruppen folgen zu müssen, inwieweit die Blüten derselben von Insekten besucht wurden. In der Tat traten nun bei entkronten und intakten Blüten bedeutende Differenzen auf. In der Ausstellung zu Paris im Jahre 1900 befand sich eine Einsendung der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Wageningen, und darunter auch Material zur Illustration des vom Verfasser dieser Zeilen gegebenen botanischen Unterrichts. Einer der ausgestellten Gegenstände bestand in einem Kästchen, welches in einigen Tuben die unter verschiedenen Umständen von *Papaver* gewonnenen Samen enthielt. Bei 215 ihrer Krone beraubten Blüten machten diese 10,770 g aus, oder pro Frucht 0,05 g; bei einer gleichen Anzahl normaler Blüten jedoch 25,230 g, oder pro Frucht 0,117. Zur Kontrolle wurde bei 28 ihrer Krone beraubten Blüten später noch eine künstliche Bestäubung ausgeführt. Diese gaben fast ebenso viele Samen wie die normalen, nämlich 0,115 pro Frucht, woraus also hervorgeht, daß das geringere Quantum bei den entkronten Blüten nicht eine Folge der stattgefundenen Verwundung ist.

Besondere Erwähnung verdient es noch, daß während der Ausführung der Versuche bedeutend mehr Insekten bei den normalen Blüten gesehen wurden, wie bei den entkronten, nämlich 24 Bienen und 8 Hummeln, während bei den ihrer Krone beraubten nur 6 Bienen, 4 Hummeln und 1 Kapelle beobachtet wurden.

Diese Beweisführung für die Bedeutung der Krone für den Insektenbesuch schien sehr beweisend, und ist es auch in gewisser Hinsicht. Dennoch habe ich diese Versuchsanordnung nur ein Jahr zu Demonstrationszwecken verwendet. Und zwar nicht der Gründe wegen, welche Plateau dagegen anführt (wie wir sofort sehen werden, scheinen mir diese nicht hinreichend stichhaltig), sondern einfach darum, weil es so schwer ist, ein Feld wirklich frei von offenen, normalen Blüten zu behalten. Es scheint dies zwar nicht schwierig zu sein. Die Blütenstiele sind nämlich zuerst aufgerichtet, dann krümmen sie sich mit den Knospen dem Boden zu, richten sich aber nachher, vor der Blüte, wieder auf, und man könnte meinen, daß es leicht sein müßte, aus der Stielrichtung der

Blumen die Blütezeit zu bestimmen. Doch ist dies nur sehr annähernd möglich, weil es erwünscht ist, die Krone nicht zu früh wegzunehmen; tut man dies, dann läßt sie sich schwerer loslösen, und infolge davon könnten leichter Beschädigungen eintreten. Man kommt also ziemlich leicht zu spät und findet zuweilen Morgens, statt eines wenig auffallenden Feldes mit geschlossenen Blüten — soweit dieselben ihre Krone noch besitzen — sogar ziemlich zahlreiche Blüten offen. Sobald dies aber auch nur ein Mal der Fall gewesen ist, ist der Versuch als mehr oder weniger mißlungen zu betrachten.

Ich habe es daher vorgezogen, andere Versuchseinrichtungen zu verwenden, und möchte zunächst in den folgenden Zeilen darüber Bericht abstatten.

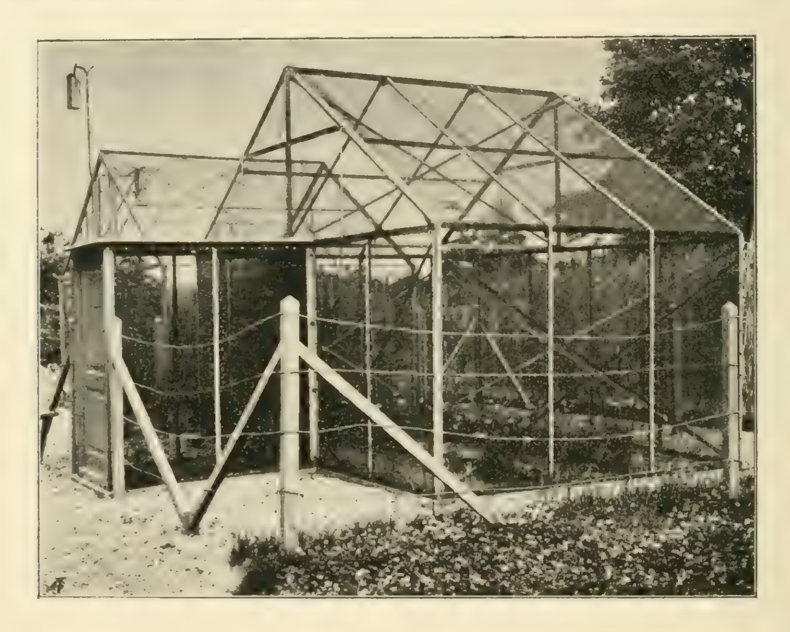
Versuche des Jahres 1902.

Die Klatschrosen wurden ziemlich zeitig im Frühjahr mit möglichst viel anhängender Erde ausgehoben und teils in Töpfe mit guter, lockerer Erde gesetzt (im ganzen 75 Exemplare), welche dann wieder in den Boden eingegraben wurden, teils auf ein besonderes Beetchen in das freie Feld nebeneinander gepflanzt. Als die Topfpflanzen zu blühen anfingen, wurden sie in einen mit feiner Gaze überzogenen Raum gebracht, sodaß die Insekten keinen Zutritt zu ihnen hatten. Dieser Raum wird von einem Häuschen im Garten der Landwirtschaftlichen Hochschule gebildet, welches mir öfters große Dienste erwiesen hat. Es ist dazu bestimmt, mit ganzen Pflanzen Versuche auszuführen, ohne daß bestäubende Insekten sie erreichen können (Fig. 1). An der einen Seite sieht man einen Vorhof, dessen eine Tür nach außen führt, während die andere in den eigentlichen Innenraum führt. Wenn es gilt, die Versuche möglichst strenge auszuführen, dient dieser Vorhof dazu, besser darüber zu wachen, daß man beim Eintritt keine Insekten mitnimmt. In die Außentür habe ich später noch ein größeres, in der Photographie nicht dargestelltes Fenster machen lassen, welches dazu dient, Töpfe bequemer herausgeben und wieder hereinnehmen zu können, mit sehr geringer Gefahr, daß Insekten hinein kommen, die übrigens, wenn dies stattfinden sollte, sich erst in dem Vorraum befinden und dort eventuell leicht weggefangen werden können.

Dieses Häuschen soll nun dazu dienen, die Topfpflanzen so zu kultivieren, daß die offenen Blüten nicht vor dem Moment des eigentlichen Versuches ihres Pollens beraubt werden.

Die Versuche, die mit den im freien Felde eingegrabenen Pflanzen ausgeführt wurden, sollen später beschrieben werden.

Zunächst war mir daran gelegen, zu wissen, inwieweit die Insekten im allgemeinen durch die Krone angelockt werden. Weil es jedoch Formen gibt, die der gewöhnlichen Honigbiene sehr ähnlich sehen, und weil ich mir anfangs die Unterscheidung nicht in allen Fällen zutraute, werde ich zuerst gewöhnlich nur von „Insekten" reden, obschon es in den meisten Fällen gewiß Bienen



Figur 1.

gewesen sind. Später wurden mir meine Insekten häufig von Herrn Dr. J. Th. Oudemans in Amsterdam bestimmt, dem ich hier dafür meinen besten Dank ausspreche. Zu großem Dank bin ich hier auch Herrn A. A. van Pelt Lechner, dem Bibliothekar unserer Hochschule, verpflichtet, der mich gleichfalls öfters unterstützte. Später, als ich selbst über die Bienen mehr Erfahrung gewonnen hatte, unter anderem dadurch, daß ich, um sie in ihren Gewohnheiten besser zu begreifen, selbst Bienenzüchter wurde, glaubte ich die Entscheidung, ob ich eine Biene vor mir hatte oder nicht, selbst ausführen zu können. Doch wurden die von mir als Bienen erkannten Insekten zuweilen zur Kontrolle noch Herrn Dr. Oudemans geschickt.

Über die Art des Entkronens der Blüten muß ich hier noch eine Bemerkung vorausschicken. Es hat Herr Plateau in einer Schrift, auf die ich schon oben hindeutete[1]), hierzu eine Bemerkung gemacht, von der sich leicht zeigen läßt, daß sie völlig unbegründet ist. Herr Plateau meint nämlich, daß für das Entkronen eine längere Manipulation nötig sei, und er glaubt nun, daß dadurch ein geringerer Besuch bedingt worden sei.

In Wirklichkeit ist der Sachverhalt folgender: Wenn man nur nicht zu eilig mit dem Entkronen ist, geht die Operation überaus leicht von statten. Die Krone sitzt ganz locker in dem oben schon gespaltenen oder sehr leicht sich lösenden Kelche. Man braucht nur den Stiel mit einer Hand lose zu fassen, und mit der anderen sukzessive die Kelch- und Kronenblätter einzeln fortzunehmen, ohne daß man andere Teile der Blüte berührt, was ganz bequem geht. Wenn man es vorzieht, kann man die Kelch- und Kronenblätter sogar so herausnehmen, daß man den Stiel garnicht direkt berührt. Man hat diesen dann zum Beispiel nur mit etwas Gras zu fassen. Ich habe mich jedoch davon überzeugt, daß dies völlig zwecklos ist. Denn ich habe zB. mehrmals intakte Blüten zuerst einige Zeit beobachtet und sie dann vorsätzlich stark angefaßt[2]), ohne daß ich jemals nachher eine Differenz in dem Besuch hätte konstatieren können. Ich muß hier allerdings hinzufügen, daß ich niemals rauche, was möglicherweise von vielem Einfluß ist. In anderen Fällen, wo eine eingreifendere Manipulation notwendig ist, habe ich auch gemeint, ihren Einfluß auf den Blumenbesuch zu bemerken. Aber bei der Klatschrose, wie gesagt, niemals.

Versuchsanordnung 1.

Es werden auf ein Grasfeldchen (wo sich also keine Klatschrosen befinden) jedesmal zwei Töpfe gestellt. Beim einen Topf sind die Blüten entkront, bei dem anderen sind sie intakt gelassen. Es wird dafür Sorge getragen, daß die Stellen, wo sich die Töpfe befinden, markiert werden, sodaß dieselben an verschiedenen Tagen verschieden gewählt werden können.

---

1) Plateau, Les Pavots décorollées et les insectes visiteurs, p. 5.

2) Die Manipulation geschah dann jedoch nur am Stiel, denn andere Teile berühre ich nicht bei der Entkronung, außer den sofort wegzunehmenden Kelch- und Kronenblättern.

Indem nun die Häufigkeit des Besuches der entkronten und der nicht entkronten Blüten bestimmt wird, kann aus dem Resultat hergeleitet werden, ob und, wenn ja, in welchem Grade die Krone dem Besuch förderlich ist. Nach Plateaus Meinung sollte dies nicht der Fall sein; er meint ja, nur der Duft locke die Insekten herbei. Die Insekten sehen zwar, nach Plateau, die Blütenkronen, aber eine merklich erhöhte Auffälligkeit verleihen diese Organe den Blüten nicht: wie wir oben sahen, meint er dies ja durch diejenigen Fälle bewiesen zu haben, worin nach der Maskierung oder der Wegnahme der Krone der Besuch in fast unverändertem Grade bestehen blieb. Ich habe aber darauf hingewiesen, daß es sich hier immer um Fälle handelte, bei denen die Insekten schon längere Zeit daran gewöhnt waren, den Ort zu besuchen, wo sich die Blüten befanden.

Sehen wir nun, welche Resultate meine Versuche ergaben.

Datum	Zeit des Versuchs	Blütenzahl bei jeder d. beiden Partien	Zahl der wahrgenomm. Besuche bei den entkront. Blüten	Zahl der wahrgenomm. Besuche bei den intakten Blüten	Anzahl der Beobachtungen	Anmerkungen
12. VI.	9,15 - 3,30	6	0	7	6	
13. „	8,30—12	6	1	8	6	Hier wurden bei einer Beobachtung mehrere Insekten gesehen; sie wurden jedoch nicht gezählt und nur für eins gerechnet.
14. „	8,45—12	4	0	10	5	
	Nachmittags	4	5	10	11	
15. „	9,50—11,30	4	1	16	16	
17. „	10—11	3	1	20	fortwährend	
	11—11,26	3	1	13 20	„	Zwei Partien mit je drei intakten Blüten.
18. „	10,27—10,47	2	0	9	„	
			9	96		Es wurde der Mittelwert der beiden Partien vom 17. VI. Nachmittags verwendet.

Versuchsanordnung 2.

Bis dahin standen die entkronten und intakten Blüten in ca. 2 m Entfernung voneinander. Jetzt werden sie unmittelbar nebeneinander gestellt.

Datum	Zeit des Versuchs	Blütenzahl bei jeder d. beiden Partien	Zahl der wahrgenomm. Besuche bei den entkront. Blüten	Zahl der wahrgenomm. Besuche bei den intakten Blüten	Anzahl der Beobachtungen	Anmerkungen
18. VI.	11,9—11,20	2	0	7	fortwährend	
19. „	9,30—9,39	1	0	5	„	Um 9,39 wurden die beiden Töpfe gewechselt; die Versuchsblüt. sind kaum 16 cm voneinander entfernt.
	9,43—10,2	1	0	8	„	Bienen, die nach den intakten Blüten fliegen, streifen zuweilen fast die entkronten, ohne dieselben weiter zu beachten.
	10,6—10,40	1	0	8 4	„	Die von 8 Insekten besuchte intakte Blüte unmittelbar neben der entkronten, die andere in einiger Entfernung.
20. „	3,22—3,55	1	1	10	„	
			1	38 od. 34		

Vielleicht scheint es sonderbar, daß bei diesem letzten Versuch (als also die beiden Blütensorten unmittelbar nebeneinander gestellt wurden) die Frequenz der Blütenbesuche sich nicht zugunsten der entkronten Blüten geändert hat. Der Grund ist wohl einfach dieser, daß bei der zweiten Versuchsanordnung die Versuche alle von kürzerer Dauer waren. Lehrreich ist noch besonders der Versuch vom 14. VI. Morgens fanden hier keine Besuche der entkronten Blüten statt; Nachmittags aber wurden auf diesen Blüten fünf Besucher von den neun wahrgenommen, die überhaupt auf den entkronten beobachtet wurden. Es ist also einleuchtend, daß die entkronten Blüten erst gegen das Ende des Versuches aufgefunden wurden. Hätte der Versuch nur den Morgen gedauert, dann wären für die entkronten Blüten gar keine Besucher verzeichnet worden.

Das Resultat bei der Versuchsanordnung 1 und 2 ist also einfach dieses, daß das Nebeneinanderstellen der beiden Blütensorten nicht von merkbarem Einfluß auf den Blütenbesuch bei den entkronten Blüten gewesen ist.

Versuchsanordnung 3.

Die Klatschrosenblüten sind kurze Zeit vor dem Öffnen soweit entwickelt, daß die Kronblätter eine hellrote Farbe angenommen haben und sich zusammengefaltet in dem Kelch befinden, der sich jetzt leicht ablösen läßt.

Es wurden nun bei einem Teile solcher Knospen die Kelchblätter fortgenommen, um zu sehen, ob diese in der Form abweichenden, aber in der Farbe übereinstimmenden Organe auch besucht würden.

22. VI. Eine intakte Blüte und eine Knospe, die in dem soeben angegebenen Stadium ihres Kelches beraubt worden war, werden um 10,55 unmittelbar nebeneinander aufgestellt.

10,57. Der erste Besucher wendet sich zuerst der Knospe zu, umkreist diese und geht dann zur Blüte.

11,9. Der zweite umkreist zuerst die intakte Blüte, und geht dann für einige Augenblicke nach der Knospe.

11,11. Der dritte zeigt dasselbe Betragen wie der zweite.

11,12. Der vierte Besucher geht auch zuerst zur intakten Blüte, und dann zur Knospe.

Später geht derselbe zuerst zur Blüte, erhebt sich, setzt sich wieder auf dieselbe und besucht dann für einen Augenblick die Knospe.

11,22. Der fünfte versucht ein paar Mal sich auf die intakte Blüte zu setzen, was jedoch wegen des ziemlich starken Windes mißlingt; er geht dann zur Knospe, kehrt wiederum zur Blüte zurück und fliegt fort.

Man hat hier jedoch etwas zu beachten. Zuweilen sieht man nämlich zB. Insekten auch junge Früchte besuchen, und es fragt sich, ob die oben beschriebenen Besuche von entkelchten Knospen nicht einfach eine Folge davon sind, daß viele Insekten außer Blüten auch allerhand andere gestielte Dinge beachten, sodaß also die Farbe der Knospe hier von keiner Bedeutung wäre.

Um dies zur Entscheidung zu bringen, habe ich auch junge Früchte und gewöhnliche Knospen in den Versuch aufgenommen. Man wird sehen, daß die Besuche der entkelchten Knospen viel zahlreicher sind. Die Schlußfolge ist also, daß wohl sicherlich die eigentümliche Farbe der entkelchten Knospen insektenanziehend wirkt, wenigstens wenn es sich zeigen würde — und wir werden sofort sehen, daß dies der Fall ist —, daß den Kronenblättern kein anziehender Duft eigen ist.

Datum	Versuchszeit	Anzahl der Besuche auf					Bemerkungen (Sämtl. Blüten stehen unmittelbar nebeneinander und werden fortwährend beobachtet)
		a intakte Blüte	*b* intakte Blüte	*c* entkelchte Knospe	*d* gewöhnliche K.	*e* junge Frucht	
23. VI.	11,8—11,40	13	—	4	—	2	Zwei Insekten, sub *c*, wurden als *Osmia rufa* L. ♀ bestimmt.
25. „	11,23—11,50	5	—	3	0	0	In drei Fällen besucht dasselbe Insekt *a* und *c*, aber dann immer *a* zuerst.
26. „	11,12—12	7	8	6	1	0 (mehrere junge Fr. und gewöhnl. Knosp.)	Zwei der Insekten sub *c* (die auch *a* oder *b* besuchten) wurden als *Osmia rufa* L. ♀ bestimmt. Zwei andere Besucher von *a* oder *b* waren; *Bombus hortorum* L. ♀ und *Halictus calceatus* Scop. ♀.
29. „	11,47—12	1	—	1	0	0	
		Sa. 34		14	1	2	

Versuchsanordnung 4.

Falls es der Blütenduft wäre, welcher die Insekten lockt, würde der Besuch wenig oder garnicht geringer werden, wenn man die Blüten unsichtbar machte, aber zugleich die Ventilation zwischen Blüten und Umgebung und auch den Zutritt der Insekten freiließe.

Ich habe dies gewöhnlich dadurch zu erreichen gesucht, daß ich Blüten, die sich wahrscheinlich den nächsten Tag öffnen mußten, mit einem dazu eingerichteten, umgekehrten Topf bedeckte. Der Boden des Topfes hatte eine ziemlich weite Öffnung; mittels einer darunter hängenden Scheibe wurde es aber unmöglich gemacht, daß darüber hinfliegende Insekten den Inhalt sehen konnten. Die Luft konnte aber oben und unten gewiß genügend zirkulieren, um das Bemerken des Duftes zu ermöglichen. Die Töpfe wurden auf Steine gestellt, die an zwei Seiten der Pflanze aufgetürmt worden waren.

Zunächst habe ich immer nur eine Blüte unter einen Topf gestellt. Später wird sich ergeben, in welcher Art dann der Versuch abgeändert wurde.

Die Klatschrose ist zu diesen Versuchen ganz besonders geeignet. Denn wenn man die Blüten vom ersten Augenblick des

Sichöffnens an unter dem Topf stehen läßt, braucht man garnicht fortwährend dabei zu bleiben und kann doch später sehr gut feststellen, ob die Blüte von Pollen sammelnden Insekten besucht worden ist. Wenn diese nämlich beim Fortnehmen der Bedeckung noch nicht besucht war, sind natürlich die geöffneten Staubbeutel ganz mit Pollen bedeckt; wenn aber auch nur ein Besuch stattgefunden hatte, ist dies an dem Äußeren der Staubbeutel sofort bemerkbar.

Diese Versuche wurden auf einem Feldchen angestellt, welches unmittelbar an das Grasfeldchen grenzt, auf dem die Versuche mit den Topfpflanzen stattfanden. Die Experimente sind folgende:

17. VI. Morgens hatte sich die erste Blüte auf dem Feldchen geöffnet. Als ich hinzukam, rollte sich gerade eine Biene an einer Seite der Geschlechtsorgane der Blüte. Auf dieser Seite waren daher auch die Staubbeutel deutlich angegriffen; auf der anderen Seite dagegen waren sie noch ganz intakt. Die Blüte wurde nun sofort mit einem Topf bedeckt. Wenn ich gelegentlich darnach sah, bemerkte ich niemals ein Insekt. Nachmittags 2 Uhr war die eine Seite der Blüte noch ganz intakt geblieben. Um 2 Uhr 3 Min. nahm ich den Topf weg. Besucher werden dann notiert um 2,5, 2,7, 2,10 und 2,20. Um 2,10 sieht die ganze Blüte abgetragen aus.

18. VI. Eine Blüte, die gestern im Begriff war, sich zu öffnen, wurde mit einem Topf bedeckt. Heute ist sie geöffnet. Um 11,37 nehme ich den Topf ab. Alle Staubblätter sind dick mit Pollen bedeckt. 11,39 erscheint das erste Insekt, dem mit kurzen Pausen andere folgen. Um 11,52 höre ich mit der Beobachtung auf. Die Blüte hat schon nach einem einzigen Besuch viel Pollen verloren und ist dann leicht als besuchte Blüte zu erkennen.

19. VI. 11,40 Topf weggenommen von einer ganz intakt aussehenden Blüte. Von 11,40 bis 12 Uhr sind 4 Insekten dagewesen, und die Blüte sieht dann ganz abgetragen aus.

Weil hiernach die Abwesenheit eines anlockenden Duftes für die ganze Blüte sehr wahrscheinlich ist, kommt er wohl auch für die Krone in Wegfall[1]).

---

1) Beiläufig mag erwähnt werden, daß ich, parallel mit diesen Versuchen, noch in anderer Art Gelegenheit hatte, mich von dem Fehlen eines anziehenden Duftes und zugleich von der Augenfälligkeit der Krone zu überzeugen. Es wurden nämlich dann und wann zahlreiche Kronenblätter von entkronten Blüten auf einen kleinen Teller gelegt, und derselbe dann durch einen auf drei Steine gestellten, umgekehrten Topf zugedeckt,

Versuchsanordnung 5.

Man könnte nun vielleicht noch einwenden, daß die Insekten die in den letzten Versuchen erwähnten Blüten nicht besuchten, weil die Töpfe einen Geruch abgaben, der den Insekten zuwider war, oder der den Geruch der Blüten in gewissem Sinne neutralisierte, oder auch, weil sie Furcht hätten, in den etwas dunklen Raum, worin sich die Blüten befanden, hinein zu gehen. In bezug auf den letzten Punkt kann man sofort entgegnen, daß man dann doch wenigstens hätte sehen müssen, daß die Insekten durch die Töpfe herbeigelockt würden, was jedoch nicht der Fall war. Unter anderen scheint mir aus folgenden Versuchen des näheren hervorzugehen, daß die Töpfe den Insekten ganz gleichgültig sind.

Ich habe nämlich auch Experimente angestellt, bei denen die Töpfe so aufgestellt wurden, daß sie die Blüten ganz sichtbar ließen, während zu gleicher Zeit ein starker Duft der Töpfe — falls ein solcher existieren sollte — die Blüten hätte umspülen müssen.

Gleichzeitig wurden dann auf demselben Beet ein paar andere, nicht von Töpfen umgebene Blüten gelassen, alle anderen jedoch fortgenommen. Wenn nun die Töpfe abstoßend gewirkt hätten, würden diese letzteren bedeutend mehr besucht worden sein, als die anderen. Wie man sehen wird, war dies jedoch nicht der Fall.

29. VI. Intakte, von Töpfen umgebene Blüte, um 9,25 offen exponiert. Etwas mehr dem Boden genähert, steht zwischen den Töpfen noch eine solche Blüte, die jedoch viel schwieriger sichtbar ist. Erstere nennen wir *a*, letztere *b*.

9,35. Erster Besucher (Blüte nicht notiert).

9,45. Zweiter (*Osmia rufa* L. ♀) auf Blüte *a*.

Um diese Zeit eine neue intakte Blüte, ohne Umgebung von Töpfen, exponiert (Blüte *c*).

10. Besucher umkreist zuerst Blüte *c*, setzt sich jedoch nicht.

10. Besucher setzt sich auf Blüte *c* und fliegt weg über *a*.

10,2. Besucher auf *a* (die jedoch schon abgetragen aussieht).

10,2. Besucher auf *c* und dann für einen Augenblick nach *b*, wo er sich jedoch nicht setzt.

und zwar so, daß vorbeifliegende Insekten ihn unmöglich sehen konnten, aber dennoch, unter den Rändern des Topfes hindurch, die Blätter leicht hätten erreichen können. Sie wurden aber niemals besucht. Als aber der Topf weggenommen wurde, setzten sich immer, zuweilen unmittelbar, Bienen darauf.

10,12. *Halictus morio* Fr. besucht *c*.
10,22. *Halictus morio* auf *b*.
10,25. Insekt umkreist *a* und *b*, setzt sich jedoch nicht.
10,32. *Halictus zonulus* setzt sich auf *a*.

30. VI. Heute sind sehr viele Blüten geöffnet. Doch ist der Besuch sehr sparsam. Viele Blüten sehen noch ganz intakt aus. Zuweilen befindet sich im ganzen Feldchen nur ein Insekt, zeitweise überhaupt keins.

Ich stelle von 9,20 bis 9,40 Beobachtungen an, erst über den gewöhnlichen Besuch. In dieser Zeit notiere ich 10 Insekten, was jedenfalls, in Anbetracht der großen Anzahl Blüten, sehr wenig ist.

Gegen 10 Uhr werden 141 Blüten weggenommen, und nur einige auf dem Feldchen gelassen. Auch werden von zwei Blüten (*o* und *w*) die bedeckenden Töpfe fortgenommen. Drei werden ganz mit Haufen von Töpfen und Steinen umgeben.

10,10 werden auf *o* gefangen *Halictus morio* Fr. ♀ und *Halictus zonulus* Smith ♀.

Sodann geht ein Besucher zuerst nach einer ganz freien Blüte, dann nach *o*, zuletzt wieder nach einer ganz freien, jedoch ohne sich zu setzen.

Diesen Morgen bleibt der Besuch ganz gering, obgleich bei einer benachbarten Geranium sich immer viele Bienen befinden.

Echte Bienen sehe ich jedenfalls nicht nach 10 Uhr, und alle Besuche sind sehr kurz. Aus welchem Grunde diesen Morgen die Besuche so sparsam sind, vermag ich nicht zu enträtseln. Doch steht dieser Fall nicht isoliert. Wir werden sofort mehreren dergleichen Fällen begegnen.

Die Frequenz der Besuche wurde auf den beiden von Töpfen umgebenen Blüten als nicht oder kaum verschieden von dem auf den andern Blüten notiert.

1. VII. Morgens um 8 Uhr sind zahlreiche Blüten offen, aber nicht ein einziges Insekt ist da. Auch auf einigen anderen Blütenarten, die ich absichtlich beobachte, finde ich keine. Nur bei *Tradescantia* treffe ich mehrere Hummeln an.

Um 10 Uhr ist das Pollenquantum nicht merklich vermindert. Auch das an den vorigen Tagen stark besuchte *Geranium pratense* ist ohne Insekten.

2. VII. Sehr viele Klatschrosen sind geöffnet. Zahlreiche sehen ganz intakt aus. Sowohl zwischen 8 und 9, als um 10,30 sind keine Insekten da.

3. VII. Heute fast ganz wie an den beiden vorigen Tagen. Nur sehe ich einige Besucher auf *Bryonia dioica* (u. a. eine *Anthrena*). Nachmittags fange ich *Anthrena nigroaenea* K. auf einer Klatschrose.

Auch für den geringen Besuch an diesen letzten Tagen kann ich keinen Grund angeben. Das Wetter war ziemlich kühl, aber schön. Regen fiel nur in der Nacht vom 30. Juni auf den 1. Juli.

4. VII. In der Hauptsache wie am vorigen Tage. Doch sind wieder eine Anzahl Insekten da.

6. VII. Jetzt ist der Besuch wieder ziemlich stark. Es werden zwei- bis dreihundert Blüten weggenommen, und nur ein paar auf dem Feldchen gelassen, u. a. zwei ganz intakte, *a* und *b*, die von vier Haufen Töpfen umgeben werden.

Diese zwei werden, ohne daß eine Zögerung bemerklich ist, oft besucht. 9,59 wird darauf gefangen *Apis mellifica* L., um 10 Uhr *Halictus suaveolens*, um 10,5 sind drei Bienen zugleich darauf, eine wurde gefangen und mit Sicherheit als *Apis mellifica* bestimmt. Um 10,8 *Halictus zonulus*. Um 10,12 geht *Bombus hortorum* zunächst nach einer anderen Blüte, an der Westseite des Feldchens, dann nach der Nordseite, dann aber schnurstracks nach der auf der Ostseite befindlichen Blüte *b*. Um 10,18 geht eine Hummel zunächst nach *a*, dann in einer Kurve nach einer anderen intakten Blüte, setzt sich auf diese jedoch nicht und geht nach *a* und *b* zurück. 10,27 *Halictus calceatus* geht sofort nach *b*.

7. VII. Der Besuch ist heute leidlich gut. Es sind jedoch zahlreiche Blüten offen, sodaß viele noch ganz intakt aussehen.

Fast alles wurde weggenommen; es wurde auf dem Feld nur gelassen:

Blüte *a*, in einem nach oben offenen Topf;
Blüte *b*, von Töpfen umgeben;
Blüte *c*, über Steinhaufen hervorragend;
Blüte *d*, ganz frei, mit violetter Krone;
Blüte *e*, ganz frei, normal gefärbt.

Leider wurden die Besuche auf *c*, *d* und *e* nicht notiert. Daß jedoch die beiden in der Nähe von Töpfen befindlichen sehr reichlich von Insekten besucht wurden, geht aus folgendem unzweideutig hervor:

Um 8,30 *Halictus zonulus* auf *b*; bis 8,45 war ich dann abwesend. 8,48 Biene auf *b*; dann wieder ein *Halictus zonulus* auf *b*; ein großer Besucher kommt auf *b*, aber es gelingt mir nicht, ihn zu fangen.

8,50 kommt eine Biene auf *b*, 8,52 ein anderer Besucher, dann wieder einer, 9,8 *Halictus calceatus*, erst auf *b*, dann auf *a*, und wird hier gefangen. 9,17 kommt *Halictus sexnotatus* auf eine der Blüten, um 9,23, um 9,30 und kurz nach 9,30 kommen noch Besucher auf *b*, und so geht es weiter. Die Besuche wurden notiert bis 10,37, ich finde es aber überflüssig, dieselben alle mitzuteilen. Und ganz in derselben Weise geht es an den beiden folgenden Tagen. Blüten, die in ausgiebiger Weise von dem eventuell vorhandenen Duft der Töpfe oder Steine umspült sein müßten, die um oder unmittelbar neben ihnen aufgestellt waren, wurden von Insekten, unter anderen von *Apis mellifica*, *Halictus calceatus*, *Halictus zonulus*, reichlich besucht.

Versuche des Jahres 1903.

Auch in diesem Jahre wurden Versuche angestellt. Die Pflanzen wurden in ähnlicher Weise behandelt, wie voriges Jahr: Es befanden sich Topfpflanzen im insektenfreien Häuschen, andere wurden auf zwei Stellen im freien Felde ausgepflanzt; zuerst an derselben Stelle wie voriges Jahr, neben dem Grasfeldchen, und auch noch auf einem zweiten Feldchen, nur wenige Meter von ersterem entfernt.

Zunächst will ich die Kritik besprechen, welche Herr Plateau von meinen bis dahin veröffentlichten Experimenten[1]) in seiner oben schon erwähnten Schrift gegeben hat: Les Pavots décorollées et les insectes visiteurs.

Ich zitiere zuerst die verschiedenen Punkte seiner Kritik, und knüpfe dann jedesmal meine Bemerkungen daran.

„1. Dans le but de supprimer les petales coloriées antérieurement aux visites des insectes, Giltay a enlevé la corolle avant l'éclosion des fleurs. Je n'ai pas assisté à ses opérations et ne puis raisonner que d'après le texte; mais il me parait certain, vu la préfloraison chiffonnée bien connue des Pavots, que la décorollation n'allait pas sans que les fleurs fussent maniées un peu longuement, circonstance qui, à elle seule, rend l'expérience fautive."

Glücklicherweise kann ich diesem Einwand begegnen. Wie wir schon oben sahen, sind die Kronenblätter im Gegenteil überaus

[1]) E. Giltay, l'enseignement botanique à l'école supérieure d'agriculture et forestière de Wageningen.

leicht fortzunehmen, und so, daß auch nicht die geringste Verminderung des Besuches zu beobachten ist, wenn die Insekten einmal daran gewöhnt sind, die Stelle zu besuchen. Weil ich diese Sache oben schon erledigt habe, brauche ich nicht darauf zurückzukommen.

„2. Giltay a observé sur des fleurs normales vingt-quatre abeilles et huit bourdons, soit trente-deux insectes, et sur les décorollées, six abeilles, quatre bourdons et un papillon, soit onze insectes seulement, d'où, pour le lecteur, ces deux conclusions erronées: que les visites d'insectes sont d'une façon générale peu abondantes, et que les visites aux fleurs décorollées sont notablement moins nombreuses qu'aux fleurs intactes.

Ces observations de l'auteur, quant aux insectes, sont évidemment insuffisantes, car, en premieur lieu, le Papaver Rhoeas est visité par de multiples espèces de Diptères et d'Hymenoptères, ainsi qu'il résulte de la longue liste compilée par P. Knuth, et, en second lieu, comme on le verra par la suite de ce travail, les pavots décorollées sont aussi visité, je dirai même plus visitées que les pavots normaux."

Verf. stützt sich zunächst auf die Autorität Knuths, um zu zeigen, daß meine Insektenbeobachtungen gewiß ungenügend gewesen seien. Ich muß dieselben jedoch, und zwar in vollstem Umfange, aufrecht halten. Ich weiß sehr wohl, daß die Klatschrose auch von anderen Insekten besucht wird, als von den in meiner ersten Publikation speziell erwähnten Bienen und Hummeln. Man muß jedoch vielleicht so oft, wie zB. ich selbst, die Klatschrose beobachtet haben, um richtig urteilen zu können. Der Besuch ist nämlich äußerst verschieden. Zuweilen kommt kaum ein einziges Insekt herbei, obgleich man die Umstände für sehr günstig halten würde (auf p. 490 lernten wir schon einige Beispiele kennen), zuweilen sind die Insekten ziemlich verschieden, aber oft sind es auch fast ausschließlich oder wirklich ausschließlich Bienen oder Hummeln (vgl. p. 397); die Liste von Knuth, worin wahrscheinlich die gesamten Wahrnehmungen während einer längeren Zeit zusammengestellt sind, wird nichts daran ändern können.

Daß die totale Zahl der wahrgenommenen Insekten nicht groß ist, ist richtig. Ich hatte mich damals noch nicht viel mit direkten Wahrnehmungen beschäftigt. Die Veröffentlichung hatte auch nur zur Illustration der in die Ausstellung gesandten Tuben mit Samen

stattgefunden. Ich hoffe, daß Herr Plateau diesmal mit der Zahl meiner Wahrnehmungen besser zufrieden sein wird.

„3. Enfin, Giltay ne parait s'être occupé en aucune manière de la façon dont les insectes se comportent sur les fleurs décorollées et dans les fleurs intactes.

Ces allures tres différentes pour les fleurs des deux catégories donnent cependant, ainsi que je le montrerai plus bas, l'explication probable des résultats.

Etwas weiter beschreibt Plateau dann die Art des Betragens der Insekten auf beiden Sorten Blüten. Diese bestehen in der Hauptsache darin, daß das Insekt in einer intakten Blüte sich wenigstens zuweilen auf die Narbe setzt, in einer entkronten jedoch niemals:

„L'Hyménoptère qui se rend à une fleur décorollée ne se pose pas sur les stigmates. N'ayant plus à sa disposition le support constitué par les pétales, il vole directement aux organes mâles et se suspend immédiatement à une des étamines qui, alors, entrainée par le poids de l'Insecte prend une position verticalement descendante, l'anthère pendant plus bas que l'ovaire.

L'abeille domestique *(Apis mellifica)* se suspend à une des étamines au moyen de ses mandibules et de ses pattes de la première paire. Elle brosse activement le pollen à l'aide des pattes de deuxième et troisième paire, de façon à charger les corbeilles de ses membres postérieurs (Fig. 3).

Le pollen de cette étamine étant recueilli, l'abeille lache l'organe qui reprend assez doucement sa place normale, puis l'insecte décrivant une petite courbe au vol, va se suspendre à une étamine voisine" [1]).

Es war mir nun sehr wohl bekannt, daß die Insekten sich zuweilen seitlich auf die Blüten setzen, aber auch, daß dies durchaus keine Regel ist. Dieselbe Unregelmäßigkeit, die sich in bezug auf den Besuch wahrnehmen läßt, kann man auch in dieser Hinsicht beobachten, wenigstens hier in Wageningen (am Ende nicht in Gent?). Zuweilen setzen sich die Bienen oft seitlich auf die Blüten, in anderen Fällen aber findet man sie wieder ganz deutlich oben auf der Narbe. Zum Beleg hierfür habe ich dieses Jahr mehrere Bienen in der letzteren Lage photographiert, und eines dieser Photos reproduziere ich in Fig. 2. Es ist nicht so besonders

---

1) l. c., p. 672.

leicht, die Bienen in dieser Haltung zu treffen; auf verschiedenem Wege ist es mir jedoch am Ende leidlich gut gelungen. Erstens so, daß ich den photographischen Apparat seitlich in der Fläche der optischen Achse mit Stangen versah, die am freien Ende zueinander gebogen waren, und zwar in solcher Entfernung von der Kamera, daß sich das Insekt gerade zwischen diesen beiden Enden befinden mußte, um ein scharfes Bild auf der Platte zu erhalten. Es wurden nun auf dem Felde mehrere Blüten entkront, und zuweilen gelingt es dann, rasch genug an Ort und Stelle zu sein, wenn sich gerade ein Insekt oben auf der Narbe befindet, um dasselbe aufnehmen zu können. Bessere Resultate habe ich allerdings dadurch erhalten, daß ich zuerst zahlreiche Blüten abpflückte und entkronte, und diese dann nebeneinander in mit nassem Sande gefüllte Glasdosen steckte. Im Feldchen selbst wurden weiterhin alle anderen Blüten (oder fast alle) weggenommen und dieselben auf denselben Tisch gelegt, wo sich auch die Glasdosen befanden, und derselbe in unmittelbare Nähe des Feldchens gesetzt. Der photographische Apparat wurde nun in solcher Höhe vor den Tisch gestellt, daß die Glasdosen mit den Blüten sofort zwischen die umgebogenen Stangen zu bringen waren. Die Bienen kommen wie gewöhnlich zum Feldchen; weil sie jedoch dort die Blüten nicht mehr finden, begeben viele sich nach dem Tisch und besuchen zunächst meistens die darauf liegenden, abgepflückten Blüten. Zuweilen gehen sie dann von selbst auch auf entkronte Blüten über. Wenn dies aber nicht geschieht, kann man ihnen den Weg zeigen, indem man eine Blüte mit der Biene aufnimmt und dieselbe dann in die unmittelbare Nähe einer reichlich mit Pollen versehenen, entkronten bringt. Sie geht dann meistens, wenigstens schließlich, auf die entkronte Blüte über, man stellt dann die betreffende Glasdose an die geeignete Stelle, und zuweilen gelingt es, eine gute Aufnahme zu machen.



Fig. 2.

Ich muß hier noch eine andere Art des Insektenbesuches erwähnen, die Plateau, soviel ich weiß, nicht wahrgenommen hat. Ob dieselbe in seiner Gegend nicht vorkommt, weiß ich natürlich wieder nicht. Sie besteht darin, daß die Besucher sich garnicht an die

Blüte fixieren. Den Kopf nach der Blüte gekehrt, umfliegen sie dieselbe im Niveau der Staubblätter, und nehmen so den Pollen auf. Auf diese Art kommt natürlich ebenso wenig eine Bestäubung zustande, als wenn sie sich an ein Staubblatt hängen. Alle drei Arten des Besuches kommen jedoch gemischt vor, und dadurch ist auch bei Entkronung, falls nur genügend Besuche stattfinden, Bestäubung gesichert. Diese letzte Stellung gut photographisch zu fixieren, ist mir nicht gelungen, doch mag Fig. 3 eine nähere Vorstellung davon geben.



Fig. 3.

Es wäre mir leicht, über das Betragen der Insekten nähere Daten mitzuteilen. Weil es jedoch gar zu langweilig wäre, dieselben alle zu lesen, mag es genügen, wenn ich erwähne, daß sich zB. am 12. und 13. Juni die Besucher fast ausschließlich auf die Narben setzten, während sie an einem der vorigen Tage die Narbe garnicht berührten! Eine Erklärung dieser eigentümlichen Verschiedenheit vermag ich vorläufig nicht sicher zu geben. Ich werde jedoch in meinem zweiten Aufsatz darauf zurückkommen.

Ich gehe jetzt zu einer mehr speziellen Behandlung der Versuche dieses Jahres über.

Versuchsanordnung 6.

Zuerst bestand dieselbe darin, daß zwischen den normalen Blüten eines Feldchens mit Klatschrosen ein Topf oder mehrere Töpfe gestellt wurden, an denen die Blüten entkront waren. Ich wollte sehen, inwieweit inmitten der gewöhnlichen Blüten Insektenbesuch bei den entkronten stattfinden würde.

In der ersten Zeit wenigstens schenkten die Besucher fast nur den intakten Blüten Aufmerksamkeit, zuweilen sogar in dem Grade, daß sie beim Fliegen fast mit einer entkronten Blüte in Berührung kamen, ohne jedoch davon irgend welche Notiz zu nehmen.

Daß dies jedoch wohl nur eine Folge davon ist, daß sie an die entkronten Blüten noch nicht gewöhnt sind, dieselben noch nicht gefunden haben, werden wir bald erfahren.

Bei diesen ersten Besuchen bildeten die intakten Blüten die große Mehrzahl.

Den 18. Juni jedoch wurden alle intakten Blüten bis auf zwei weggenommen; weil auch zwei entkronte vorhanden waren, waren also nunmehr beiderlei Blütensorten in gleicher Zahl vorhanden. Von 11,17 bis 11,50 wurden dann die Besuche notiert. Es kamen auf die intakten Blüten 15 Besucher, auf die entkronten nur einer.

Den 19. Juni wurde zuerst ein Besucher (*Apis mellifica* L.) gefunden, welcher die entkronten Blüten ungefähr ebenso häufig besuchte als die intakten.

Doch ist dies nicht die Folge davon, daß jetzt die Besucher im allgemeinen die entkronten Blüten kennen gelernt haben. Es ist dies erst eine individuelle Eigentümlichkeit. Den 21. Juni nämlich war es wieder umgekehrt, und es wurden nur intakte besucht.

Dieser Tag war auch in anderen Hinsichten beachtungswert. Zuerst war es einer der Tage, an dem ich speziell die Art der Besucher beachtete. Zwischen 10,15 und 11,25 sah ich nämlich, vielleicht mit einer einzigen Ausnahme, nur Bienen. Um 11,25 wurden die erste sichere Ausnahme beobachtet und das Insekt gefangen *(Halictus spec.)*.

Den 22. nahm ich die Häufigkeit des Besuches noch speziell auf. Entkronte und intakte Blüten waren beide in gleicher Zahl vorhanden. Während einer Viertelstunde gab ich besonders auf vier entkronte und vier intakte Blüten acht. Auf den entkronten sah ich in dieser Zeit 5, 5, 2 und 0 Besucher, auf den entkronten 0 bei allen vier. Von diesen entkronten waren jedenfalls zwei sehr reichlich mit Pollen versehen.

Es gibt aber gewiß auch entkronte Blüten, die gut besucht werden. So sah ich bei einer intakten und bei einer entkronten Blüte auf derselben Pflanze, auch während einer Viertelstunde, auf der ersten 8 Besucher, auf der zweiten jedoch nur 4. Es gab aber schon Bienen, die intakte und entkronte Blüten in nicht sehr verschiedenem Maße besuchten. So sah ich eine Biene, die ich mit zwei roten Marken versehen hatte (eine auf dem Abdomen und eine auf dem Thorax), in derselben Zeit besuchen: 18 intakte und 13 entkronte Blüten.

Dadurch, daß ich anfing, viele Besucher mit Marken zu versehen[1]), habe ich feststellen können, in wie hohem Grade sie

1) Ich habe verschiedene Manieren, Marken anzubringen, versucht. Es gelingt schon, wenn die Insekten frei in der Blüte sitzen. Am Ende schien es mir vorläufig am besten, sie in einer sogenannten Scheere zu fangen, die Netzflächen derselben beider-

dasselbe Feldchen konstant besuchen. Früher dachte ich mir, daß die Insekten sozusagen ohne Plan flögen, und daß sie diejenigen Blüten besuchten, denen sie zufällig begegneten. Für Bienen wenigstens habe ich dieses Jahr gesehen, wie ganz anders ihr tatsächliches Betragen ist. Ich sah auf meinem Versuchsfeldchen immer in erster Linie dieselben Bienen, und dann erst in zweiter Linie, besonders an Tagen mit starkem Besuch, einige neue, indem natürlich zuweilen auch wieder eine oder einige fehlten. Die soeben erwähnte, doppelt rot markierte Biene habe ich längere Zeit beobachten können. Sie war außerordentlich fleißig. An Tagen, wo es wegen Kälte oder Nässe nur geringen Besuch gab, gehörte sie immer zu den wenigen, die anwesend waren, sowie sie auch immer zu den ersten gehörte, die auf dem Feldchen anzutreffen waren.

Versuchsanordnung 7.

Bei den vorigen Experimenten befanden sie die Versuchsblüten immer auf einem der beiden Versuchsfeldchen. Ich habe es aber auch so gemacht, daß ich auf diesem Feldchen zunächst alle Blüten wegnahm, dann aber auf dem angrenzenden Grasfeldchen in 1—4 m Entfernung ein paar Töpfe aufstellte, die zur einen Hälfte entkronte Blüten, zur anderen Hälfte intakt gelassene hatten. Alsdann wurde beobachtet, inwieweit auf beiden Blüten Besucher angetroffen wurden. Auf diese Weise wurde erreicht: 1. daß die Bienen an der alten Stelle keine Blüten mehr fanden; 2. daß an einem neuen Ort Blüten vorhanden waren, sodaß Ortserinnerung

seits so weit zusammen zu klemmen, daß das Insekt sich nur noch sehr wenig rühren kann, und dann mit einem feinen Pinsel die Marken anzubringen. Auf diese Weise ist es mir schon gelungen, sogar zweistellige Zahlen auf den Thorax zu schreiben, und ich glaube, daß mir dies im folgenden Jahr, wenn meine Werkzeuge noch ein bischen vervollkommnet sind, vollständig gelingen wird. Bis dahin waren die Maschen des Tülls des Netzes zu eng, sodaß ich öfters nicht genügend Raum hatte, zu schreiben was ich wollte. Es ist besser auf den Thorax zu schreiben als auf das Abdomen, erstens weil man es auf dem Thorax besser sehen kann, sodann aber auch, weil man beim Beschreiben des Abdomens zu leicht Tusche auf die Flügel bringt. Ich denke aber im folgenden Jahre die Fangeinrichtung auch in anderer Hinsicht zu verbessern. — Ich habe mehrere Sorten Tusche versucht. Öltusche, die ich mir in verschiedener Farbe jedesmal selbst mische, hat mir am besten gefallen. Gewöhnlich verwende ich verschiedene Farben, um verschiedene Exemplare wieder zu erkennen; man ist dann jedoch gewöhnlich bald am Ende seines Farbenvorrates angelangt. Am besten wird es sein, den Insekten auch größere Zahlen auf den Thorax zu schreiben, denn dann kann man immer weiße Tusche gebrauchen, welche natürlich den großen Vorteil hat, am besten sichtbar zu sein.

bei einem eventuellem Besuch keine Rolle spielen konnte; 3. daß diese neuen Blüten in der Nähe der gewohnten Stelle sich befanden, sodaß sie wahrscheinlich bemerkt werden mußten; 4. daß man Gelegenheit hatte, zu beobachten, ob intakte oder entkronte Blüten mehr Insekten lockte, weil nun an diesem neuen Orte die beiden Blütensorten vorhanden waren. Wir werden erfahren, daß die Antwort nicht zweifelhaft ausfiel.

So wie ich es erwartete, kommen die Habitués zu dem Feldchen, wovon die Blüten fortgenommen worden waren, wieder zurück, sofern sie nicht dort blieben, und suchen einige Zeit überall herum, ohne natürlich zu finden, was sie suchen. Alsbald werden dann auch Besuche bei den in 1 m Entfernung aufgestellten Töpfen gemacht und zwar:

Datum	Zahl der intakten Blüten	Besucher auf ihnen	Zahl der entkronten Blüten	Besucher auf ihnen
30. VI.	3	verschiedene	3	0
31. VI.	1	4	5	0

Versuchsanordnung 8.

Bald habe ich es vorgezogen, die Lockblüten abzupflücken und dieselben in Wasser oder in nassem Sand in der Nähe des Klatschrosenfeldchens aufzustellen; so in den folgenden Versuchen:

Datum	Zahl der intakt. Blüten	Besucher auf intakt. Blüten	Zahl der entkront. Blüten	Besucher auf entkront. Blüten	Bemerkungen
2. VII.	1	6	8	1	
3. „	1	12	5	5	Dreimal erst auf der intakten und dann erst auf den entkronten Blüten.
4. „	1	wiederholte	2 Grupp. v. je 15	wiederholte	Mit einer Ausnahme immer erst auf der intakten Blüte.
9. „	3	15	3 Grupp. v. je 12	2	Auf 3 Seiten des Klatschrosenfeldchens je eine Gruppe von 12 entkronten und 1 intakten in $^1/_2$ m Entfernung.

Beim letzten Versuch sah ich, wie die zahlreichen zu einem Strauß vereinigten Blüten, auch wenn sie von einem Topf bedeckt sind, zuweilen Insekten locken. Wiederholt bemerkte ich, wie eine Biene sich auf den Topf setzte und den Kopf in die Bodenöffnung

steckte. Gewöhnlich gingen sie nicht weiter; einmal jedoch sah ich auch eine Biene hineinkriechen. Hier mag also der Geruch der sehr angehäuften Blüten die Insekten gelockt haben. Wenn der Topf nicht genau an den Boden anschließt (um eben dies zu erreichen, stellte ich ihn öfters vorsätzlich auf drei Steine), sah ich sie unten wiederholt hineinkriechen.

Nach dem Wegnehmen der Blüten werden die auf dem Feldchen befindlichen Insekten öfters stark durch Kronen-Fragmente angelockt, die irgendwo liegen geblieben sind, und auch durch Knospen, die im Begriff sind, sich zu öffnen, sodaß die Krone schon irgendwo hindurchguckt.

In ähnlicher Weise wurde noch lange fortgefahren zu beobachten. Alsbald zeigte sich ein etwas erhöhter Besuch der entkronten Blüten. Mich wunderte dies nicht. Es ist wohl einfach die Folge davon, daß am Ende mehrere Bienen gelernt haben, auch die entkronten Blüten aufzufinden. Ich werde hierfür auf der nächsten Seite noch schlagende Beweise vorzubringen haben. Einstweilen möge es genügen, wenn ich erwähne, daß ich dies Erlernen der Insekten wenigstens so lang als möglich dadurch unwirksam gemacht habe, daß ich das Brett, worauf die beiden Glasdosen mit den Blüten standen, fortwährend an andere Stellen brachte. Ich werde jedoch, um nicht zu langweilig zu werden, nicht von allen Versuchen die Details geben.

Versuchsanordnung 9.

Bis dahin standen die Glasdosen mit beiden Blütensorten unmittelbar nebeneinander.

Als nun die Besuche auf den entkronten Blüten allmählich zunahmen, wurden beide in größere Entfernung voneinander gebracht, und zwar in die von $1\frac{1}{2}$—2 m. Auch jetzt wurden beide nach jedem Besuch an einen anderen Ort gestellt.

Wir erhielten nun:

Datum	Anzahl Besucher auf der intakten Blüte		Anzahl Besucher auf den entkronten Blüten	
	Bienen	Hummeln	Bienen	Hummeln
14. Juli	9	7	3	2
15. „	6	4	1	0
16. „	5	1	5	7
17. „	4	11	6	1
Summa . .	24	23	15	10

Ein Übergehen der Insekten von der einen Blütensorte auf die andere kommt bei dieser Versuchsanordnung nicht vor, weil sofort, nachdem eine Blüte besucht wurde, beide Glasdosen wieder bedeckt wurden, sodaß die Gelegenheit, die andere Blütensorte aufzusuchen, fehlte.

Bei diesen Versuchen wurden also die Stellen der beiden Glasdosen möglichst viel gewechselt. Der Unterschied in beiden Spalten ist deutlich, doch hätte ich ihn gewiß viel größer gefunden, wenn ich nicht schon so lange dergleichen Versuche ausgeführt gehabt hätte, sodaß die Insekten, worunter sich viele Habitués befanden, gewiß darauf eingeübt waren, die entkronten Exemplare aufzufinden. Als nun die beiden Glasdosen wieder nebeneinander gestellt wurden und kein Standortswechsel mehr stattfand, war das Verhältnis der Besuche ein ganz anderes, wie aus folgendem erhellt:

Datum	Anzahl Besucher nur auf intakter Blüte	Anzahl Besucher nur auf entkronten Blüten	Zuerst auf der intakten Blüte	Zuerst auf entkronten Blüten
14. Juli	7 Hummeln	6 Bienen	9 Bienen	2 Hummeln
15. „	2 Hummeln 1 Biene	10 Bienen	1 Hummel 2 Bienen	
Summa . .	9 Hummeln 1 Biene	16 Bienen	11 Bienen 1 Hummel	2 Hummeln

Die entkronten Blüten werden also jetzt besonders von Bienen viel stärker besucht. Um noch näher darzutun, wie sehr sich die Insekten an einen bestimmten Ort gewöhnen, wurde beim Versuch am 15. Juli, nachdem die oben erwähnten Besuche stattgefunden hatten, die Dose mit den 12 entkronten Blüten in einer Entfernung von 2 m aufgestellt, und an ihre Stelle eine neue Glasdose mit 5 neuen entkronten Blüten gesetzt, die nicht einmal sehr pollenreich waren. Das Resultat war, daß alsbald an der alten Stelle 8 neue Besuche stattfanden, während an der neuen nur einmal eine Biene wahrgenommen wurden.

Am Ende dieser Serie, nachdem also die Bienen reichlich Gelegenheit gehabt hatten, auch entkronte Blüten kennen zu lernen, wurden noch einige Experimente mit nur zwei Blüten gemacht, einer intakten und einer entkronten, die in kleinen, mit Wasser gefüllten Röhren standen, welche oben an je einem Holzstab befestigt waren. Letztere wurden dann an verschiedenen Orten zwischen den Klatschrosen in die Erde gesteckt, nachdem zuvor alle anderen Blüten des Feldchens abgepflückt worden waren.

Zuerst wurden die Stellen der beiderlei Blüten jedesmal gewechselt. Das Resultat war:

	Anzahl der Besucher auf der		Zuerst auf der entkronten Blüte
	intakten Blüte	entkronten Blüte	
	3 Hummeln 11 Bienen	3 Bienen	1 Biene
Summa:	14	3	1

Sodann wurde nur die Stelle der intakten Blüte gewechselt. Nur eine Biene ist im Feldchen tätig. Als dieselbe nun 9 Besuche an der intakten Blüte gemacht hatte, ohne daß die entkronte auch nur einmal in dieser Zeit besucht worden wäre, wurden die beiden Blüten unmittelbar nebeneinander gestellt. Jetzt besuchte dieselbe Biene die intakte Blüte zum 10. mal und ging dann unmittelbar darauf zu der entkronten über.

Nunmehr wurde die intakte Blüte weggenommen; dieselbe Biene besuchte die entkronte Blüte wieder; sie hatte ihre Stelle also jetzt kennen gelernt.

Ich will nicht unterlassen noch mitzuteilen, daß am folgenden Tage dieselbe Biene von gestern wieder sofort die entkronte Blüte besuchte, als diese wieder an den gestrigen Ort hingestellt wurde, daß sie aber nachher. als sie sich an anderen Stellen befand, nicht mehr aufgefunden wurde.

Weil der erwähnte erste Besuch jedoch auch die Folge eines Zufalles sein konnte, denke ich später auf derartige Versuche noch zurückzukommen.

Wageningen, März 1904.

Weitere Mitteilungen über die Regulation der Stoffaufnahme.

Von

Alexander Nathansohn.

Da die im folgenden mitzuteilenden Versuche die unmittelbare Fortsetzung der vor kurzem publizierten Experimente an dem Gewebe der Knollen von *Dahlia variabilis*[1]) darstellen, sehe ich mich veranlaßt, zunächst auf die Kritik, die jene Versuche durch Jost[2]) erfahren haben, einzugehen. Ich setze das zugrunde liegende Tatsachenmaterial als bekannt voraus und bemerke, daß Jost, ebenso wie ich, den Punkt, an dem die Kritik einzusetzen hat, in der Frage erblickt, wie die in dem Preßsafte gefundenen Salze im lebenden Objekte verteilt waren; und zwar hat diese Frage zwei Seiten: erstens, wie die Verteilung unter den Zellen des Gewebes, und zweitens, wie sie in den verschiedenen Teilen der Zelle zu denken ist. Wesentlich neue Gesichtspunkte hat Jost für die Kritik nicht aufgestellt, ist jedoch mit meiner Beweisführung nicht einverstanden, wenn er auch meine Schlußfolgerungen nicht geradezu ablehnt.

Betrachten wir zunächst den ersten Punkt. Ich hatte hervorgehoben, daß unter gewissen Voraussetzungen die beobachteten Phänomene durch ungleiche Verteilung des Salzes unter den Zellen rein physikalisch erklärbar seien: wenn nämlich in einem Objekt, welches das Salz zB. in einer Menge von 20 % der Außenkonzentration enthält, es jede fünfte Zelle bis zum Diffusionsgleichgewicht,

1) Nathansohn, Über die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze usw. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXIX (1904), p. 601 ff.

2) Botan. Zeitung 1904, II, p. 129 ff.

alle übrigen aber garnicht aufgenommen hätten. Jost meint nun, daß neben dieser Annahme noch eine andere in Betracht komme: das Salz könnte nur sehr langsam eindringen, es könnte in den peripheren Zellen bei Abbruch der Versuche in viel größerer Konzentration vorhanden sein als in den eingeschlossenen. Dieser Einwand widerspricht jedoch den fundamentalen Ergebnissen, auf denen sich die Untersuchung aufbaut. Träfe er zu, dann wären die betreffenden Gewebe für die untersuchten Salze schlechthin permeabel. und wir würden bei den sukzessiven Untersuchungen des Preßsaftes ein sukzessives Ansteigen des Salzgehaltes bis zur Erreichung des Konzentrationsgleichgewichtes mit der Außenlösung beobachten. Und „langsam" könnte wenigstens in vielen Fällen das Ansteigen auch nicht sein. Finden wir doch manchmal schon bei der ersten Analyse einen beträchtlichen Prozentsatz der Außenkonzentration im Preßsafte wieder, wenn wir etwa die Tabelle auf p. 611 durchsehen. Wir müßten demnach eine baldige Annäherung an das Diffusionsgleichgewicht erwarten, die selbst bei den am längsten dauernden Eisschrankversuchen (vgl. 7*b* und 7*c* der Tabelle) nicht zu beobachten ist. Im Gegenteil ist das charakteristische Ergebnis aller Versuche die Tatsache, daß sich nach einer ziemlich raschen Aufnahme am Anfang einige Zeitlang der gleiche Salzgehalt mit geringen Oszillationen beobachten läßt. Sowie späterhin eine Schädigung des Objektes eintritt. beginnt er von neuem anzusteigen (vgl. 7*b*). Diese Ergebnisse schließen den Jostschen Einwand von vornherein aus.

Wenn Jost ihm aber trotz alledem Bedeutung beimaß, so mußten ihm die in Abschnitt III mitgeteilten Versuchsreihen von Wichtigkeit sein; in seinem Referat hat er sie jedoch nicht besprochen, sondern sich mit einem Hinweis auf meine Zusammenstellung und Diskussion der Ergebnisse begnügt.

Es handelt sich dort um Versuche mit Ammonsalzen, deren Ergebnis ist, daß sich die beiden Ionen eines Salzes bei der Aufnahme unabhängig voneinander verhalten. Sie finden sich in verschiedenen Bruchteilen der Außenkonzentration im Preßsafte wieder, und mitunter äußert sich. was für uns besonders wichtig ist, die Unabhängigkeit auch in einer zeitlichen Verschiedenheit bezüglich der Erreichung des physiologischen Gleichgewichtes. Ich führe zwei prägnante Fälle aus diesen Versuchsreihen an; bei dem ersten ist die zeitliche Verschiedenheit der Aufnahme beider Ionen besonders stark. 1. Vers. I, 2, p. 624 und die dazugehörigen Salpeterbestim-

mungen Vers. 3, p. 619. Wir sehen hier, daß nach 2 Tagen der Salpetergehalt des Preßsaftes den Betrag von 31,2 % der Außenkonzentration erreicht hat und diesen noch nach weiteren 4 Tagen unverändert aufweist; der Ammongehalt betrug nach 2 Tagen 39,3 % und stieg während der folgenden 4 Tage auf 50 % der Außenkonzentration. Betrachten wir Vers. I, 3*b*, p. 625 und Vers. 4*b*, p. 620, so sehen wir, wie beide Ionen nach Ablauf des zweiten Tages bis zu einer Gleichgewichtslage aufgenommen sind, die aber für jedes eine andere Lage hat. Es ist nun schlechthin unmöglich, ein derartiges Ergebnis durch ein allmähliches Vordringen des Salzes von der Peripherie aus zu erklären. Für alle diese Tatsachen finden sich in dieser Mitteilung neue, eindeutige Belege.

Dies würde genügen, um die Unhaltbarkeit des Jostschen Einwandes darzutun; man kann sich davon aber auch leicht durch ein direktes Experiment überzeugen. Zu diesem Zwecke stellte ich einen Versuch mit 5 mm dicken Scheiben von *Dahlia* an, die zwei Tage in 2 % $Na_2S_2O_3$-Lösung verblieben. Nach Ablauf dieser Zeit wurde ein Teil des Materials derart untersucht, daß ich die Scheiben in drei annähernd gleiche Teile spaltete; von den inneren Scheiben wurde ein etwa 2 mm breiter Rand entfernt, und sodann die inneren und die äußeren Scheiben getrennt verarbeitet. Die Untersuchung ergab folgende Werte:

Außenlösung	2,5 ccm	=	21,0 ccm $\frac{n}{100}$ J.
Preßsaft der äußeren Scheiben	2,5 „	=	3,7 „ „
„ „ inneren „	2,5 „	=	3,35 „ „

also einen sehr geringen Unterschied zwischen dem Salzgehalte der Rand- und dem der mittleren Partien, der, wie aus dem folgenden ersichtlich werden wird, vermutlich auf das Anhaften der Außenlösung in den angeschnittenen Zellen der Peripherie zurückzuführen ist.

Nunmehr wurde der Rest des Versuchsmaterials in eine Lösung übertragen, von dem Titer des Preßsaftes aus den äußeren Scheiben. Nach zwei Tagen ergab eine analog ausgeführte Untersuchung folgende Zahlen:

Außenlösung	5 ccm	=	8,7 ccm $\frac{n}{100}$ J.
Preßsaft der äußeren Scheiben .	5 „	=	3,4 „ „
„ „ inneren „ .	5 „	=	3,1 „ „

Es haben also sowohl die zentralen als die peripheren Gewebsteile Salz in die konzentriertere Außenlösung abgegeben. Daß auch hier die letzteren einen etwas höheren Titer aufweisen, veranlaßt mich zu der obigen Deutung der Erscheinung. Daß übrigens die Rückregulation nicht so weit ging, wie es mitunter der Fall ist, liegt an der für diese Versuche nicht günstigen Jahreszeit.

Wenn man mit Stücken von 1 cm Dicke arbeitet, dann findet man allerdings nach zwei Tagen beträchtlich höhere Salzkonzentrationen in den Randpartien. So ergab ein entsprechend angestellter Versuch:

Außenlösung	2 ccm	=	14,7	ccm	$\frac{n}{100}$ J.
Preßsaft der äußeren Scheiben .	2 „	=	4,0	„	„
„ „ inneren „ .	2 „	=	2,65	„	„

Es wurde nun ein Teil der in der oben beschriebenen Weise präparierten Scheiben in eine Lösung gebracht von dem Titer des Preßsaftes der Randpartien. Da wir hier einen allmählichen Konzentrationsabfall von außen nach innen anzunehmen haben, ist dieser Mittelwert sicher höher als der Salzgehalt der äußersten Zellschichten der inneren Scheiben. Trotzdem findet ein beträchtlicher Salzaustritt aus diesen statt, wie die folgenden Details des Versuches lehren:

15 g des Materials werden in 30 ccm der Lösung versetzt, von der 2 ccm 4 ccm $\frac{n}{100}$ J. entsprechen. Nach 24 Stunden ist deren Titer auf 2 ccm = 4,6 ccm $\frac{n}{100}$ J. erhöht; der Preßsaft der Versuchsobjekte ergibt den Titer 3 ccm = 2,4 ccm $\frac{n}{100}$ J.; also auch hier eine deutliche Wanderung des Salzes in die konzentriertere Außenlösung.

Diese Versuche zeigen in eindeutiger Weise, daß die fraglichen Ergebnisse nicht auf unzureichender Versuchsanstellung, sondern auf den physiologischen Eigentümlichkeiten des Objektes beruhen.

Da haben wir zunächst die oben erwähnte Möglichkeit zu berücksichtigen, daß ein bestimmter Bruchteil der Zellen das Salz bis zum Diffusionsgleichgewicht aufnimmt, die übrigen dagegen garnicht. Diesen Einwand habe ich jedoch durch Anwendung des mikrochemischen Thiosulfatnachweises mittels $AgNO_3$ ausgeschlossen,

welcher lehrt, daß das Salz in allen Zellen vorhanden ist. Da zitiert nun Jost einen Passus meiner Arbeit, der außerhalb des Zusammenhanges den Eindruck erweckt, als ob ich selbst zu der angewandten Methode kein Zutrauen hätte. Demgegenüber bemerke ich, daß ich im Gegenteil viel Wert auf den mit ihrer Hilfe geführten Nachweis lege. Gewiß ist eine mikrochemische Methode nicht sehr exakt; und ich würde sie nicht anwenden, wenn es mir zB. darauf ankäme, nach kleinen individuellen Differenzen zwischen benachbarten Zellen zu suchen, die hier sicherlich ebensogut vorhanden sind wie etwa bezüglich des osmotischen Druckes. Wenn aber Jost sagt, man dürfe bei Fragen von prinzipieller Bedeutung nur die exaktesten Methoden anwenden, so möchte ich folgendes dazu bemerken: über die Anwendbarkeit einer Methode entscheidet nicht die Wichtigkeit des vorliegenden Problems, sondern die Frage, ob jene das leistet, was im vorliegenden Falle von ihr zu verlangen ist. Das trifft hier zu; denn eine physikalische Erklärung wäre nur unter der schon erwähnten Voraussetzung möglich, daß die Zellen teils garnichts, teils sehr viel von dem Salze enthalten; diese Annahme läßt sich mit Hilfe der mikrochemischen Methode mit Sicherheit widerlegen.

Es wäre nun noch die Frage nach der Verteilung des Salzes innerhalb der Zelle zu erörtern. Auf p. 634 f. meiner Arbeit ist diese Frage behandelt. Es kommt dabei darauf an, wie das Salz sich zwischen der plasmatischen Wandbekleidung und dem Zellsaftraum verteilt. Daß in dieser Verteilung kleine Differenzen wahrscheinlich bestehen, habe ich dort betont; von diesem Punkte wird weiterhin noch ausführlich die Rede sein. Doch kann für uns hier nur eine Eventualität von Bedeutung sein, die ich bereits in meinen „Regulationserscheinungen im Stoffaustausch" p. 256 erörtert habe: daß nämlich das Salz nur in den Plasmakörper, nicht aber in den Zellsaft aufgenommen wird. Es wäre dann die äußere Plasmahaut für das Salz permeabel, die Vakuolenhaut impermeabel, und auf die Weise eine physikalische Erklärung für die Abweichungen vom Diffusionsgleichgewicht möglich. Ich wies nun betreffs der *Dahlia*-Versuche darauf hin, daß wir, um deren Resultate auf diese Weise zu erklären, ein sehr starkes Speicherungsvermögen der Plasmaschicht für die fraglichen Salze anzunehmen hätten, da zwar beim Auspressen die im Plasma imbibierte Lösung in den Preßsaft mit übergehe, aber bei der geringen Menge von Protoplasma gegenüber

dem großen Zellsaftraum einen äußerst geringen Anteil an dessen Gesamtmenge ausmache.

Daß diese Annahme von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, leuchtet ein. Ich habe sie außerdem durch Betrachtungen, die an die Ergebnisse mit Ammonformiat anknüpfen, widerlegt. Jost hat an der Beweisführung auszusetzen, daß sie zu indirekt sei; solange ich an ihr keinen logischen und materiellen Fehler entdecken kann, erachte ich sie für stichhaltig. Für die ihr zugrunde liegenden Tatsachen werden wir im folgenden neue Beispiele kennen lernen.

Auf Grund dieser Erfahrungen und Betrachtungen halte ich also alle früher gezogenen Schlußfolgerungen in vollem Umfange aufrecht.

Auf den Irrtum, der in der *Codium*-Arbeit enthalten ist, habe ich bereits l. c., p. 618 hingewiesen. Daß jedoch die Schlußfolgerungen aus jenen Versuchen durch die Erfahrungen an *Dahlia* völlig bestätigt werden, kann ich nur wiederholen.

Wenn Jost die Proportionalität der Konzentration von Preßsaft und Außenlösung nicht immer überzeugend findet, so liegt das daran, daß er Zahlen zusammenstellt, die nicht zusammengehören: p. 610 f. ist die Ungleichheit des Materials betont, und hervorgehoben, daß man die mit Teilen des gleichen Materials angestellten Versuche zu vergleichen hat. Die Unterschiede, die sich dabei ergeben, sind bei weitem geringer und berechtigen, wie ich es ausdrücklich tat, von einer angenäherten Proportionalität zu reden.

Schließlich bemerke ich, daß Jost irrt, wenn er aus meiner Bemerkung auf p. 618 schließt, die Versuche an *Valonia* seien „anscheinend mißglückt". Da sich infolge der dort erwähnten Umstände eine Abänderung der anfangs gewählten Methodik nötig machte, habe ich sie nicht zu Ende führen können. Im nächsten Frühjahr hoffe ich sie zu vervollständigen.

Im folgenden will ich nun einige wenige Versuchsreihen mit *Helianthus* und *Beta* mitteilen, die lediglich die an *Dahlia* gewonnenen Ergebnisse in einigen Punkten ergänzen, und namentlich die Frage nach dem Ionenaustausch weiterhin aufklären. Auf eine Anzahl weiterer Fragen, die sich anschließen, gedenke ich späterhin zurückzukommen, da ich anderer Studien wegen diese noch nicht abgeschlossenen Versuchsserien zeitweilig unterbrochen habe.

I. Die Aufnahme des NH_4-Ions aus verschiedenen Ammonsalzen.

Mit dem Wunsche nach Bestätigung der gewonnenen Erfahrungen an anderen Objekten trat ich zunächst an eine Versuchsserie mit den Knollen von *Helianthus tuberosus* heran. Dabei

machte ich zunächst die Erfahrung, daß in der einfachen Weise wie *Dahlia* sich dieses Objekt nicht verwenden läßt: es gelingt schlechterdings nicht, eine genügende Menge Preßsaft durch einfaches Zerquetschen des Objektes im Mörser zu gewinnen. Auch der von de Vries[1]) empfohlene und mit Erfolg angewandte Weg, das Objekt vorher durch Erhitzen zu töten, erwies sich als ungangbar, da das Objekt hierbei eine schleimige Konsistenz annimmt, die es für unseren Zweck völlig unbrauchbar macht. Es bliebe demnach noch die Möglichkeit, aus einer gewogenen Menge des Materials die Salze durch Auskochen zu gewinnen, und die Konzentration durch Umrechnung auf den Wassergehalt zu ermitteln. Leider erwies sich auch dies als untunlich. Mit Thiosulfaten wollte ich der Zersetzlichkeit des Salzes wegen so nicht arbeiten. Die übrigen in Betracht kommenden Ionen sind aber schon von vornherein im Preßsafte vorhanden; die Zahlen hätten also stets einer nicht ganz sicheren Korrektion durch Vergleich mit dem normalen Material bedurft. Namentlich ist das auch bezüglich des Ammoniaks der Fall: während der Preßsaft von *Dahlia* zu keiner Zeit bei der Destillation mit Magnesia NH_3 lieferte, verhält sich das Dekokt der Knollen von *Helianthus* anders. Ich erhielt zB. einmal aus 16 g des Materials 2,4 mg NH_3; ein anderesmal aus 20 g 3,1 mg; das sind Werte, die nicht zu vernachlässigen sind, weil, wie wir sehen werden, die Stoffaufnahme sich in engeren Grenzen hält als bei *Dahlia*. Zudem enthalten diese Werte eine weitere Unsicherheit dadurch, daß man nicht weiß, ob der Preßsaft präformiertes Ammoniak enthält, oder nur einen Körper, der bei der Destillation mit MgO NH_3 abspaltet.

Ich verfuhr daher schließlich so, daß ich die Veränderungen untersuchte, die die Außenflüssigkeit durch das Objekt erfährt. Um genügende Ausschläge zu erhalten, ist es in diesem Falle notwendig, verhältnismäßig viel Material und wenig Flüssigkeit zu verwenden. Ich nahm gewöhnlich 100 g Material und 200 ccm Flüssigkeit, die ich in einem bedeckten Glasgefäß im Eisschrank stehen ließ. Letzteres ist empfehlenswert, weil die Natur des Verfahrens einen Wechsel der Flüssigkeit ausschließt. Erforderlichenfalls erfolgte die Kontrolle der Resultate durch Untersuchung der Dekokte.

---

1) De Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIV (1884), p. 545.

Dieser Methode haftet ein Fehler insofern an, daß die etwaige Wasseraufnahme resp. -Abgabe, die bei dem Einbringen der Objekte in die Salzlösungen erfolgt, eine Konzentrationsänderung der Außenflüssigkeit veranlaßt, die durch Wägungen des Objektes sich wohl nicht mit großer Genauigkeit feststellen läßt. Desgleichen erfolgt eine Herabsetzung der Außenkonzentration dadurch, daß das die Membranen durchtränkende Wasser sich mit jener in Diffusionsgleichgewicht setzt; ohne Einfluß ist jedoch eine etwa eintretende Injektion lufterfüllter Interzellularräume.

Die eben genannten Fehlerquellen können das Resultat in der Weise beeinflussen, daß sie die durch Salzaufnahme in die lebenden Zellen des Objektes bewirkte Herabsetzung der Außenkonzentration um einen geringen Bruchteil vergrößern oder verkleinern, je nachdem Wasserabgabe seitens des Objektes eintritt oder Wasseraufnahme den entgegengesetzten, durch die Imbibition der Membranen bewirkten Fehler überkompensiert. Unter allen Umständen muß aber dieser Fehler für beide Ionen des Salzes den gleichen Bruchteil von dessen Konzentration ausmachen. Wenn nun, wie es sich bei den mitzuteilenden Versuchen verhält, die Werte der Konzentrationsabnahme für die beiden Ionen eine große Verschiedenheit aufweisen, so sind zwar die absoluten Werte ein wenig durch die oben genannten Umstände verschoben, die Differenz entfällt aber völlig auf die bei Aufnahme des Salzes in die Zellen stattfindenden Vorgänge.

Vorversuche mit Natriumthiosulfat, in denen nur die Abnahme der S_2O_3-Konzentration in der Außenflüssigkeit kontrolliert wurde, zeigten, daß dieser Wert die Fehlergrenze nicht überschritt und mithin ein Eindringen des Salzes bei diesem Objekte zunächst nicht nachweisbar war. Eine 2proz. Lösung des Salzes hatte vor Beginn des Versuches den Titer: 10 ccm = 15,75 $\frac{n}{20}$ J. In 100 ccm der Lösung wurden 50 g des Versuchsmaterials, in 2 mm dicken Scheiben, gebracht. Nach 48 Stunden betrug der entsprechende Titer 15,7, nach 3 Tagen 15,55, nach 4 Tagen 15,6; es sind also nur geringe Schwankungen nachzuweisen, die vielleicht gänzlich auf den oben genannten Fehlerquellen beruhen. Entsprechend fiel ein Versuch mit 1proz. Lösung aus. Der Titerwert betrug am Anfang für 10 ccm Lösung 7,9 ccm $\frac{n}{20}$ J.; nach 2 Tagen 8,0 ccm, nach 3 Tagen 8,0 ccm, nach 5 Tagen 7,9 ccm.

In den nun folgenden Versuchen mit verschiedenen Ammonsalzen zeigte sich, daß allgemein dieses Objekt von dem Anion wenig, von dem NH_4-Ion dagegen beträchtliche Mengen aufnimmt. Die Konzentrationsabnahme für das erstere ist bei allen untersuchten Salzen gering, oft wie in den oben angeführten Beispielen, innerhalb der Fehlergrenzen, während die Ammonaufnahme stets klar und deutlich hervortritt.

Bei den nun mitzuteilenden Versuchen versetzte ich 100 g des Materials in 200 ccm Lösung. Nun entfallen, wie ich fand, auf 100 g Frischgewicht des Objektes 84 g Wasser. Um also die Konzentrationszunahme in den Zellen aus der in der Außenflüssigkeit gefundenen Konzentrationsabnahme zu berechnen, ist dieser Wert mit $\frac{200}{84}$, d. h. 2,38 zu multiplizieren. Die so erhaltene Zahl wurde schließlich in Prozente der Anfangskonzentration der Außenflüssigkeit umgerechnet, um den Vergleich der relativen Aufnahme der beiden Ionen zu erleichtern. Die auf diese Weise berechneten Prozentwerte stehen in Klammern hinter den entsprechenden Analysenzahlen.

1. Ich beginne mit einem Versuch mit 1 % NH_4NO_3.

NO_3-Bestimmungen in 10 ccm.

Vor dem Versuch . . .	$V_0 = 22,7$ ccm,	
Nach 2 Tagen	$V_0 = 22,3$ „	
„ 4 „	$V_0 = 22,1$ „	(5,4 %).

NH_4-Bestimmungen in 10 ccm.

Vor dem Versuch	$= 12,4$ ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 2 Tagen	$= 10,95$ „ „	
„ 4 „	$= 10,85$ „ „	(29,3 %).

Die Untersuchung des Dekoktes nach Beendigung des Versuches ergab für beide Ionen höhere Werte, als die aus der Konzentrationsabnahme der Außenflüssigkeit berechneten. So erhielt ich aus 10 g des Materials 7,2 mg NH_3, was einem Betrage von 45 % der schließlich erreichten Außenkonzentration entsprechen würde. Das rührt von dem oben erwähnten Vorhandensein von NH_3 oder NH_3-abspaltender Substanz im Objekte her. Auch Salpeter ist von vornherein in den Zellen vorhanden. Aus 10 g des Materials erhielt ich 3,6 ccm NO, was einem Konzentrationsverhältnis der Innenflüssigkeit zur Außenflüssigkeit von 19,4 % entspricht.

2. 1 % NH_4Cl.

Cl-Bestimmungen an 5 ccm Flüssigkeit:

Titer vor dem Versuch . .	9,2 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$.	
„ nach 2 Tagen . . .	8,9 „ „	
„ „ 4 „ . . .	8,85 „ „	(9,1 %).

NH_4-Bestimmungen an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	18,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 2 Tagen	16,2 „ „	(30,1 %)
„ 4 „	16,3 „ „	„

3. 1,5 % $(NH_4)_2S_2O_3$.

S_2O_3-Bestimmung an 5 ccm Flüssigkeit:

Titer vor dem Versuch . .	10,2 ccm $\frac{n}{20}$ J.	
„ nach 2 Tagen . . .	10,0 „ „	
„ „ 4 „ . . .	9,85 „ „	
„ „ 6 „ . . .	9,8 „ „	(9,3 %).

NH_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	19,7 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 4 Tagen	18,05 „ „	
„ 6 „	16,4 „ „	(39,9 %)
„ 8 „	16,2 „ „	

4. 1,5 % $(NH_4)_2S_2O_3$.

S_2O_3-Bestimmung an 5 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	9,9 ccm $\frac{n}{20}$ J.	
Nach 2 Tagen	9,85 „ „	
„ 4 „	9,8 „ „	(2,4 %).

NH_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	19,4 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 2 Tagen	17,75 „ „	
„ 4 „	17,8 „ „	(19,6 %).

5. 1 % $(NH_4)_2SO_4$.

SO_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	0,1830 g	$BaSO_4$,	
Nach 2 Tagen	0,1818 g	„	
„ 6 „	0,1815 g	„	(0,2 %).

NH_4-Bestimmung aus 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	15,1 ccm	$\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 2 Tagen	14,55 „	„	
„ 4 „	13,4 „	„	
„ 6 „	13,5 „	„	(25,2 %).

6. 1 % $(NH_4)_2SO_4$.

SO_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	0,1833 g	$BaSO_4$.	
Nach 3 Tagen	0,1821 g	„	(1,5 %)
„ 5 „	0,1825 g	„	„

NH_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	15,1 ccm	$\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 3 Tagen	13,6 „	„	
„ 5 „	13,5 „	„	(25,2 %)
„ 7 „	13,45 „	„	

7. 1 % $(NH_4)_2HPO_4$.

PO_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	0,0865 g	$Mg_2P_2O_7$,	
Nach 5 Tagen	0,0860 g	„	(1,4 %).

NH_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	13,3 ccm	$\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 3 Tagen	10,7 „	„	
„ 5 „	10,7 „	„	(46,6 %).

Aus all' diesen Versuchen ist der große Unterschied deutlich zu ersehen, der bezüglich der Aufnahme beider Ionen besteht.

Die Konzentration des Anion in der Außenlösung erfährt in einer Anzahl von Fällen eine so geringe Verminderung, daß sich überhaupt nichts sicheres über Aufnahme oder Nichtaufnahme aussagen läßt (Vers. 1, 4, 5, 6 und 7); in Vers. 2 und 3 ist sie ein

wenig größer; hier ist wohl eine gewisse Aufnahme anzunehmen, die sich jedoch in engen Grenzen hält. Das S_2O_3-Ion, von dem in dem Objekte garnichts vorhanden ist, verhält sich nicht anders, als die übrigen Anionen, die in geringen Mengen normalerweise im Zellsaft vertreten sind.

Anders das NH_4-Ion. Hier sehen wir eine rasche Aufnahme, welche zu einem nicht unbeträchtlichen, vom Diffusionsgleichgewicht abweichenden Grenzwerte führt. Nach dessen Erreichung bleibt die Konzentration der Aussenflüssigkeit konstant, mit einer Schärfe, die nichts zu wünschen übrig läßt. Was nun das wirkliche Konzentrationsverhältnis zwischen Innen- und Außenflüssigkeit betrifft, so ist, wie bereits ausgeführt wurde, eine gewisse Unsicherheit nicht zu eliminieren. Ist der Ammongehalt im Destillat des normalen Preßsaftes auf Abspaltung aus organischen Verbindungen zurückzuführen, dann stimmt die erreichte Konzentration mit den aus den Analysen berechneten Werten für die prozentuale Aufnahme überein[1]; ist das Ammon bereits präformiert, so sind diese Zahlen noch um rund 6—10 % zu erhöhen; denn unsere Außenflüssigkeiten enthalten in 10 ccm zwischen 21,1 und 33,5 mg Ammon: in der Pflanze fanden wir, auf 10 g Wasser berechnet, 1,8 und 1,9 mg (vgl. die Bestimmungen zu Vers. 1). Diese Unsicherheit macht diese Versuche zu einer weiteren Verfolgung der Beziehungen zwischen Innen- und Außenkonzentration, die sich bei den Thiosulfatversuchen mit *Dahlia* klar demonstrieren lassen, ungeeignet.

Bevor wir nun dazu übergehen, die Vorgänge, die sich bei der ungleichen Aufnahme der Ionen abspielen, weiter zu verfolgen, will ich noch erwähnen, daß ich mit Ammonformiat die gleichen abweichenden Ergebnisse fand, wie bei den Knollen von *Dahlia*. Bei gleicher Versuchsanordnung fand ich folgende Werte:

Vor dem Versuch	in 10 ccm	1 proz.	Lösung:	15,6 ccm	$\frac{n}{10}$	NaOH,
Nach 4 Tagen	„	„	„	„	11,0	„	„
„ 6 „	„	„	„	„	10,8	„	„
„ 8 „	„	„	„	„	10,8	„	„

[1] Nur wäre dann die Innenkonzentration mit der schließlichen Außenkonzentration zu vergleichen, statt mit der anfänglichen, wie es der besseren Übersicht über das Verhalten der beiden Ionen halber geschah. Die Werte würden sich dadurch um einige Prozente erhöhen.

Nach 6 Tagen würde die Innenkonzentration, in der bekannten Weise berechnet, 97,2% der Außenkonzentration betragen; ob die kleine Differenz auf das Vorhandensein präformierten Ammons in den Zellen zurückzuführen ist, wage ich nicht zu entscheiden. Ein analoges Ergebnis habe ich mit Ammonacetat erhalten. In meiner vorigen Arbeit sprach ich die Vermutung aus, dies Ergebnis sei auf die stärkere Hydrolyse des Salzes und ein getrenntes Eintreten freier Säure und freier Base zurückzuführen. In Anbetracht des Ergebnisses mit Ammonphosphat, das doch auch nicht unbeträchtlich hydrolysiert ist und sich doch verhält, wie die übrigen Salze, ist diese Vermutung nicht haltbar. Die beiden erwähnten fettsauren Salze verhalten sich bei der Aufnahme wie lipoidlösliche Körper, obwohl sie nicht zu ihnen gehören; sie werden ohne Regulation aufgenommen. Wenn wir über ausgedehntere Erfahrungen auf Grund quantitativer Methoden verfügen werden, wird sich zeigen, inwieweit unsere Ansichten über die Natur der Imprägnationsstoffe zu modifizieren sind.

II. Die Mechanik des Ionenaustausches.

Schon bei früherer Gelegenheit habe ich kurz erörtert, wie man sich die Vorgänge bei der Aufnahme von Ammonsalzen zu denken hat. Es ist unbedingt notwendig, daß dabei Kationen aus der Zelle in die Außenflüssigkeit übergehen, weil die Summen positiver und negativer Äquivalente in jeder Flüssigkeit gleich sind, und demnach die im Überschusse aufgenommenen NH_4-Ionen durch eine entsprechende Menge Kationen ersetzt werden müssen. Da nun eine Ansäuerung der Ammonnitratlösungen, aus denen *Dahlia*-Stücke das Ammon im Überschusse aufgenommen hatten, nie zu bemerken war, mußte notwendigerweise diese Aufnahme von einem entsprechenden Austritt von Metallionen begleitet sein. Für den Nachweis dieses Vorganges ist *Dahlia* nicht geeignet, da dieses Objekt auch in Leitungswasser eine nicht unbeträchtliche Menge seiner Salze austreten läßt, und die Bestimmung der Gesamtsumme positiver und negativer Ionen nicht tunlich ist, weil ein Teil der Basen an organische Säuren gebunden sein muß.

Auch bei den Versuchen mit *Helianthus* konnte ich das Neutralbleiben der Ammonsalzlösungen beobachten, mit Ausnahme der des Ammonphosphates, wovon späterhin die Rede sein soll. Jedoch stellten sich hier der weiteren Untersuchung die gleichen

Schwierigkeiten entgegen, wie bei *Dahlia*, während ich ein ausgezeichnetes Objekt für diese Zwecke in der roten Rübe fand.

Daß dieses Objekt nur außerordentlich schwer aus den lebenden Zellen Stoffe nach außen treten läßt, ist ja lange bekannt; ist es doch ein klassisches Beispiel für den Nachweis der „Impermeabilität“ des lebenden Protoplasmas und den Verlust dieser Eigenschaft beim Absterben. Wenn man Scheiben gut abwäscht, um den Inhalt der angeschnittenen Zellen zu entfernen, so kann man sie tagelang im Eisschranke[1]) stehen lassen, ohne daß das Wasser eine Färbung annimmt; die qualitative Probe zeigt nun, daß K und Mg nur in Spuren austreten. Gleichzeitige qualitative Vorversuche mit Objekten in NH_4Cl-Lösung lehrten nun, daß hier zwar auch keine deutlichere Menge von K, als in Wasser, dagegen Mg in beträchtlicheren Quantitäten austrat.

In den folgenden Versuchen wurde nun das Material, das aus sorgfältig abgewaschenen, 3 mm dicken Scheiben bestand, in zwei Teile geteilt, von denen der eine in destilliertes Wasser, der andere in 1 % oder 2 % NH_4Cl-Lösung versetzt wurde. Auf 100 g des Materials kamen 200 ccm Flüssigkeit. Die Objekte verblieben so zwei Tage im Eisschrank, nach deren Ablauf die erforderlichen Analysen ausgeführt wurden. Die Flüssigkeit war stets völlig ungefärbt geblieben.

Das Ergebnis bezüglich der Aufnahme der Ionen ist im wesentlichen das gleiche, wie bei *Helianthus*. Nur bewegt sich die Ammonaufnahme in etwas engeren Grenzen wie dort, und darum ist der Unterschied zwischen Anion und Kation nicht so groß. Immerhin genügt er, um die in Frage kommende Erscheinung scharf genug zu demonstrieren.

Es folgen die analytischen Belege:

1. 1 % NH_4Cl.

Cl-Bestimmung in 5 ccm: Vor dem Versuch: 9,35 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$,
Nach 2 Tagen: 8,95 „ „

NH_4-Bestimmung in 10 ccm: Vor dem Versuch: 18,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,
Nach 2 Tagen: 16,75 „ „

1) Bei Zimmertemperatur stirbt das Objekt dagegen im Wasser ab, während es in Salzlösungen von einer gewissen Konzentration sehr lange am Leben bleibt. Die Kenntnis dieser Tatsache, die für meine Versuchsanordnung maßgebend war, verdanke ich einer freundlichen Mitteilung des Herrn Dr. Wächter.

Die Abnahme in Prozenten der ursprünglichen Konzentration beträgt mithin für Cl 4,2%, für NH_3 9,95%.

Bei dem Kontrollversuch in destilliertem Wasser erhielt ich aus

75 ccm Flüssigkeit . . . . 0,0023 g $Mg_2P_2O_7$,
75 ccm NH_4Cl-Lösg. dagegen 0,0322 g „

Die K-Reaktion war in beiden Fällen gleich minimal. Dasselbe gilt auch für die zwei folgenden Versuche.

2. 1% NH_4Cl.

Cl-Bestimmung in 5 ccm: Vor dem Versuch: 9,2 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$,
Nach 2 Tagen: 8,95 „ „

NH_4-Bestimmung in 10 ccm: Vor dem Versuch: 18,5 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,
Nach 2 Tagen: 16,3 „ „

Die prozentuale Abnahme beträgt mithin für Cl 3,8%, für NH_4 11,8%.

Die Mg-Bestimmung ergab aus

75 ccm destillierten Wassers der Parallelprobe 0,0028 g $M_2P_2O_7$,
75 ccm der Versuchsflüssigkeit . . . . . . 0,0232 g „

3. In der Hoffnung, vielleicht noch größere Ausschläge zu erhalten, stellte ich einen Versuch mit 2% NH_4Cl-Lösung an; der prozentuale Unterschied zwischen der Aufnahme der beiden Ionen war aber hier etwas geringer, und die Mg-Menge etwa die gleiche wie in den vorigen Versuchen.

Cl-Bestimmung aus 5 ccm: Vor dem Versuch: 18,45 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$,
Nach 2 Tagen: 16,7 „ „

NH_4-Bestimmung aus 5 ccm: Vor dem Versuch: 18,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,
Nach 2 Tagen: 16,15 „ „

Die Werte für die prozentuale Abnahme betragen mithin für Cl 9,4%, für NH_4 13,2%.

Die Mg-Bestimmung im Kontrollversuch ergab mit destilliertem Wasser aus

75 ccm Flüssigkeit . . . . 0,0017 g $Mg_2P_2O_7$,
75 ccm der NH_4Cl-Lösung . 0,0255 g „

Diese Versuche lehren, daß die im Überschuß über das dazugehörige Anion stattfindende NH_4-Aufnahme von einer Abgabe metallischer Ionen aus der Zelle begleitet ist, und zwar fällt diese Rolle dem Mg zu. Ein nachweisbarer Austritt von Anionen findet hierbei

nicht statt: Schwefelsäure ist in Versuch und Kontrolle nur in unbestimmbaren Spuren, Salpetersäure qualitativ garnicht nachzuweisen.

Was die quantitativen Verhältnisse anbelangt, so ergibt die Berechnung, daß die gefundene Mg-Menge nicht völlig der im Überschuß über das Anion eintretenden Ammonmenge genügt. Für 100 ccm der Flüssigkeit berechnet sich diese zB. in Versuch 1 zu 18,1 mg NH_3; dem würden 12,84 mg Mg entsprechen, während wir in der Analyse nur 9,5 mg finden; es muß also noch ein anderes Ion in geringerem Maße an dem Austausche beteiligt sein. Das ist um so wahrscheinlicher, als, wie die folgenden Versuche lehren, die ausgeschiedene Mg-Menge und das aufgenommene Ammon keine ganz konstante Relation zeigen. Was dabei nun noch eine Rolle spielt, vermag ich nicht zu sagen; K und Ca werden in ganz minimalen Spuren an die Außenflüssigkeit abgegeben; vielleicht ist Na an dem Austausch noch beteiligt, vielleicht auch eine von den organischen Basen, die sich ja auch häufig im Zellsaft finden.

Eine Reihe qualitativer Versuche hat mir gezeigt, daß man ebenso wie durch Ammonsalze auch durch Kalisalze den Austritt beträchtlicher Mg-Mengen hervorrufen kann, während es umgekehrt nicht gelang, durch Mg-Salze K aus der Zelle austreten zu lassen. Dieses Ion wird von den Zellen der roten Rübe offenbar sehr fest gehalten, während Mg als Hilfsmittel bei der Stoffaufnahme dient.

Wie ist nun der Mechanismus dieses Vorganges zu denken, und ist es notwendig, auch hier eine regulatorische Änderung der Permeabilität anzunehmen? Die folgenden Betrachtungen werden zeigen, daß dies zwar vom physikalischen Standpunkte aus nicht notwendig, aus physiologischen Gründen aber wahrscheinlich ist.

Stellen wir uns der Einfachheit halber vor, daß auf einer Seite der trennenden Membran sich die Ionen Mg und SO_4, auf der anderen NH_4 und Cl befinden. Die Membran sei impermeabel für alle, mit Ausnahme des Mg-Ions. Ein Austausch wird unter diesen Umständen nicht stattfinden, weil das Mg-Ion die Wand nicht passieren kann, ohne daß gleichzeitig äquivalente Mengen eines Anions in der gleichen Richtung oder eines andern Kations in entgegengesetzter wandern. Das wird nun ermöglicht, sobald die Membran für NH_4-Ion permeabel wird. In diesem Falle wird ein Austausch der beiden Ionen eintreten, der so lange andauert, bis etwa die Permeabilität für NH_4 wieder aufgehoben wird. Nach

diesem Schema sind unsere Versuchsresultate verständlich und erfordern somit nicht die Annahme einer besonderen Regulation in bezug auf das Mg-Ion. Immerhin ist es mit Rücksicht auf dessen physiologische Bedeutung nicht unwahrscheinlich, daß eine solche trotzdem besteht; wir müßten sonst annehmen, daß unter normalen Verhältnissen die Plasmahaut konstant für Mg permeabel ist und daß dessen Austritt nur durch die Impermeabilität für die übrigen Ionen verhindert wird, dagegen sofort beim Hinzutreten irgend eines anderen permeïerenden Kations von außen statttindet. Etwas sicheres läßt sich unter den obwaltenden Umständen nicht aussagen.

Zweifellos geht aus all' diesen Versuchen hervor, daß bei der Aufnahme der Salze die Ionen und nicht die undissoziierten Anteile die Hauptrolle spielen; und wenn wir beobachten, daß zeitweilig nur ein Ion eines Salzes durch die Plasmahaut durchtritt, so kommt dieser eine auswählende Löslichkeit für die verschiedenen Ionen zu. Daraus ergibt sich rein physikalisch eine Folgerung, die Beachtung verdient. Ist eine Membran von solchen Eigenschaften mit einer Salzlösung in Berührung, von der sie nur ein Ion aufzunehmen vermag, dann wird sich an ihrer Berührungsfläche mit der Flüssigkeit eine elektrostatische Spannung ausbilden. Denn das eine Ion tritt in die Membran ein, aber nicht bis ein Verteilungsgleichgewicht hergestellt ist, sondern bis die durch die Trennung der Ionen bewirkte, rasch steigende Spannung dem Diffusionsbestreben das Gleichgewicht hält. Die Quelle für solche Spannungen ist, wie meine Versuche zeigen, tatsächlich vorhanden, und es ist möglich, daß diese bei der Erzeugung von Pflanzenströmen eine Rolle spielen[1]). Wenn freilich Brünings[2]) sämtliche Eigentümlichkeiten der elektrophysiologischen Erscheinungen auf ein solches Prinzip zurückzuführen sucht, so stehen dem Schwierigkeiten entgegen, die hier zu entwickeln uns zu weit führen würde.

Auf der Ionenpermeabilität beruht die Tatsache, daß Pflanzen aus Salzlösungen die Bestandteile in einem völlig anderen Verhältnis aufnehmen, als sie ihnen dargeboten sind, und die Agrikulturchemiker des vorigen Jahrhunderts verfuhren bei dem damaligen Stande der Kenntnisse durchaus konsequent, wenn sie aus den Versuchen schlossen, die Pflanze hätte die Fähigkeit, die ihr dar-

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II (2. Aufl., 904), p. 863.

2) Brünings, Reizung und Ruhestrom. Pflügers Archiv, Bd. 101 (1904).

gebotenen Salze zu zersetzen. Heute wissen wir, daß eine solche Zersetzung nicht notwendig ist, sondern daß die bloße Auswahl unter den vorhandenen Ionen zur Erzielung des beobachteten Effektes genügt. Wie weit bei der Salzaufnahme in der Natur ein Ionenaustausch in der oben beschriebenen Weise stattfindet, ist nicht ohne weiteres zu entscheiden. Bei der komplizierten Zusammensetzung der dort gebotenen Außenlösung bietet sich natürlich eine unendliche Zahl von Möglichkeiten zum Eintritt der Ionen in einem von der gegebenen Zusammensetzung abweichenden Verhältnis unter gleichzeitiger Erfüllung des Gesetzes der gleichen Summen positiver und negativer Äquivalente. Unser solchen Umständen ist ja natürlich ein gleichzeitiger Ionenaustritt nicht notwendig.

Ein solcher findet aber dann statt, wenn eine NH_4Cl-haltige Lösung allmählich durch die darin vegetierende Pflanze angesäuert wird[1]. Dieser Prozeß kommt dadurch zustande, daß mit der Zeit größere Mengen von NH_4 als von Cl verbraucht, und mithin aufgenommen werden; der dadurch sich notwendig machende Ersatz von Kationen in der Außenflüssigkeit wird dann durch Ausscheidung von H-Ionen bewirkt, die im Stoffwechsel der Pflanze geschaffen wurden.

In unseren Versuchen mit Ammonsalzen war eine Säuerung, wie bemerkt, nicht eingetreten, weil der Ersatz für das NH_4-Ion durch Mg und andere Kationen bewirkt wurde. Nur bei Ammonphosphat zeigte sich, wie bemerkt, ein etwas abweichendes Verhalten: die ursprüngliche Alkaleszenz der Flüssigkeit wurde bis zu einem Grenzwert herabgedrückt, um dann konstant zu bleiben. Die Größe dieser Reaktion, die in noch ausgesprochenerer Weise in Karbonatlösungen eintritt, zeigt, daß es sich nicht um ein bloßes Stoffaustauschphänomen handelt. Ich werde diese Erscheinung, die in das Gebiet der Stoffwechselregulation gehört, späterhin ausführlicher behandeln.

III. Konsequenzen bezüglich der Verteilung von Wasser und gelösten Stoffen in der Zelle.

Die Schlußfolgerungen, die sich aus den beobachteten Tatsachen bezüglich der Vorgänge des Stoffaustausches im einzelnen

1) Rautenberg u. Kühn, Vegetationsversuche in Lösungen. Landwirtschaftl. Versuchsstationen 1864, Bd. 6, p. 355 ff.

ergeben, haben in den vorigen Abschnitten ausführliche Besprechung gefunden; jetzt wollen wir die Erscheinungen von allgemeinen Gesichtspunkten aus betrachten.

Als einen wesentlichen Bestandteil unserer Kenntnis der Stoffaustauschvorgänge haben wir die Tatsache zu betrachten, daß diese bei verschiedenen Körpern nach zwei fundamental verschiedenen Gesetzmäßigkeiten vor sich gehen: Aufnahme und Austritt einer gelösten Substanz erfolgen entweder nach den einfachen Gesetzen der Diosmose bis zur Herstellung des physikalischen Gleichgewichts, wie aus dem Verhalten bei der Plasmolyse hervorgeht, oder aber nach komplizierteren physiologischen Gesetzen, deren Einhaltung durch Veränderungen der Permeabilität, oder unter Umständen auch durch Überwindung der diosmotischen Kräfte ermöglicht wird. Bezüglich der Körper der ersten Gruppe kam Overton[1]) zu dem Schlusse, daß ihr Durchtritt geregelt würde durch das auswählende Lösungsvermögen eines in der Plasmahaut supponierten, cholesterinartigen Körpers. Übrigens sehen wir, daß sich die Ammonsalze gewisser organischer Säuren dem Schema nicht ganz fügen, und daß auch hier noch etwas kompliziertere Verhältnisse anzunehmen sind. Bezüglich der zweiten Gruppe von Körpern kamen wir zu dem Schlusse, daß ihr Durchtritt durch die Plasmateilchen der Hautschicht erfolgen müsse, deren regulatorische Veränderlichkeit allein imstande ist, die komplizierten Erscheinungen verständlich zu machen, denen wir hier begegnen.

Was nun die Permeabilität dieser lebenden Plasmateilchen anbelangt, so haben wir dazu ein Analogon in den Verhältnissen, die wir an einer Ferrocyankupfermembran antreffen; auch diese ist ja für Wasser stets leicht durchlässig, übt aber trotzdem in bezug auf die wasserlöslichen Stoffe eine Auswahl aus, indem sie zB. NaCl, nicht aber Rohrzucker in nachweisbarer Menge durchtreten läßt. Nur kommt eben bei der lebenden Plasmahaut noch die regulatorische Veränderlichkeit dazu.

Eine derartige Membran, zB. eine Ferrocyankupferhaut, hat also die Fähigkeit, Wasser in sich aufzunehmen, was ja die erste Bedingung für dessen Durchtritt ist, und gleichzeitig den sonst so leicht in Wasser löslichen Rohrzucker auszuschließen, da ja mit dessen Aufnahme auch die Bedingung für seinen Durchtritt durch

---

1) Vgl. über diesen Punkt Nathansohn, Über regulatorische Aufnahme anorganischer Salze etc. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX (1904), p. 638 ff.

die Membran gegeben wäre. Also folgt daraus mit Notwendigkeit, daß das Wasser, welches zwischen die Membranteilchen aufgenommen wird, unter deren Einfluß sein Lösungsvermögen verändert[1]). Wenn wir auf diese Frage hier eingehen, so können wir dabei doch von der Diskussion über die physikalische Natur der Quellungsvorgänge — denn um solche handelt es sich auch bei den kolloidalen Ferrocyankupfermembranen — absehen[2]). Für uns kommt es lediglich auf die Tatsache an, daß das in die Membran eindringende Wasser bei diesem Vorgange sein Lösungsvermögen ändert, woraus wir weiterhin den Schluß ziehen, daß alle diese Wassermoleküle in die molekulare Wirkungssphäre der Membranteilchen geraten. Wäre dies nicht der Fall, so hätten wir „kapillares Imbibitionswasser“[3]) vor uns, bei dem eine derartige einschneidende Veränderung seiner physikalischen Eigenschaften nicht möglich wäre. Diese Schlußfolgerung bleibt bestehen, mögen wir uns im einzelnen die Struktur der Membran des Quellungsvorganges vorstellen wie wir wollen.

Das gleiche hat nun auch für die plasmatischen Teile der Plasmahaut Geltung, durch welche wasserlösliche, fettunlösliche Stoffe je nach Umständen in die Zelle eindringen oder nicht. Auch hier haben wir es mit einer Haut zu tun, die trotz ihres wasserdurchtränkten Zustandes wasserlöslichen Stoffen gegenüber ein Auswahlvermögen besitzt. Auch hier haben wir demgemäß anzunehmen, daß dies Wasser sich in der Wirkungssphäre der Plasmateilchen befindet, die sich einem bestimmten Stoff gegenüber in regulatorischer Weise veränderlich erweisen und bald seinen Durchtritt, bald dessen Hemmung veranlassen.

An und für sich ergeben sich diese Schlußfolgerungen in einwandfreier Weise aus den beobachteten Tatsachen. Da sich jedoch, wie wir sehen werden, daraus Konsequenzen von physiologischer Bedeutung ergeben, so ist es sehr vorteilhaft, daß wir sie durch einige alte experimentelle Erfahrungen zu illustrieren vermögen, welche wir in der Hauptsache Brücke und Ludwig verdanken[4]).

---

1) Eine eingehende Diskussion dieser Verhältnisse findet sich bei Pfeffer, Osmotische Untersuchungen (1877), p. 30 ff.

2) Vgl. darüber Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 2. Auflage, 1897, p. 59 ff. (§§ 12—14).

3) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen (1877), p. 39.

4) Vgl. darüber Du Bois-Reymond, Vorlesungen über die Physik des organischen Stoffwechsels (1900), p. 111 ff., und die dort zitierte Literatur.

Der demonstrativste unter diesen Versuchen ist derjenige, in welchem man eine lufttrockene Tierblase in die gesättigte Lösung eines Salzes (etwa Na_2SO_4) bringt. Die Membran nimmt Wasser auf, und auch einen Teil des Salzes, aber nicht in dem Verhältnis der dargebotenen Lösungskonzentration: es tritt das Salz zu einem relativ geringeren Anteile ein, als in der Außenlösung geboten ist. Die Folge davon ist, daß aus der gesättigten Lösung ein Teil des Salzes auskristallisiert. Das kommt daher, daß die Teilchen der Membran eine größere „Affinität" zum Wasser haben, als zum gelösten Salze, und daß diese Affinitätsdifferenz dazu hinreicht, einen Teil des Lösungsmittels von dem gelösten Stoffe zu trennen. Quantitativ kann man diese Verhältnisse verfolgen durch Bestimmung der Proportion, in welcher eine lufttrockene Blase Wasser und Salz aus einer Lösung von bekannter Konzentration aufnimmt. Diese Untersuchungen haben ergeben, daß die tierischen Membranen stets Salzlösungen aufnehmen, deren Konzentration geringer ist, als die des umspülenden Mediums. Die Gesetzmäßigkeiten, welche diese Konzentrationsverhältnisse regeln, sind bei verschiedenen Salzen ungleich. Von NaCl werden zB. Lösungen aufgenommen, deren Konzentration zu denen des Außenmediums in einem konstanten Verhältnisse stehen, unabhängig von der jeweils herrschenden absoluten Konzentrationshöhe. Von Na_2SO_4 wird aus verdünnteren Lösungen eine relativ größere Menge aufgenommen als aus konzentrierteren. Bei den bekannten engen Beziehungen zwischen der Verteilung eines gelösten Stoffes zwischen zwei „Phasen" und dessen Löslichkeit in denselben[1]) folgt daraus, daß das Lösungsvermögen des eintretenden Wassers durch deren Teilchen gewissen Modifikationen unterliegt.

Im besonderen wurde von den zitierten älteren Autoren die Annahme gemacht, daß die in der gequollenen Membran enthaltene Lösung nicht homogen sei, sondern aus zwei Anteilen bestehe: einem verdünnteren im Bereiche der von den Membranteilchen ausgeübten Molekularkräfte — der im Grenzfalle aus reinem Wasser bestehen könnte — und einem zweiten, von gleicher Konzentration wie die Außenlösung, der die „Poren und Kanäle" zwischen den Membranteilchen erfüllen soll. Wenn diese Auffassung auch sehr plausibel ist, so folgt sie doch nicht mit Notwendigkeit aus den Tatsachen, die dafür geltend gemacht werden.

1) Vgl. Van't Hoff, Vorlesungen über theoretische Chemie I (1898), p. 217 ff.

Es handelt sich dabei um folgende Erscheinungen: 1. Preßt man eine gequollene Membran aus, so ist die zurückbleibende Flüssigkeit von geringerem Prozentgehalte als die ausgepreßte, und diese von gleichem wie die umspülende. 2. Treibt man gesättigte Lösung unter Druck durch eine Membran, so fließt die Lösung in gesättigtem Zustande ab, obschon die Blase nur verdünnte Lösung aufnimmt. Diese Tatsachen sind aber durchaus auch mit der Vorstellung vereinbar, daß die in der gequollenen Membran enthaltene Lösung homogen ist; es würde dann daraus nur hervorgehen, daß, wie zu erwarten ist, die Verteilung des Salzes zwischen Membran und Außenflüssigkeit ein umkehrbarer Prozeß ist. Die Teilchen der Membran haben eine relativ geringere Affinität zum Salze als zum Wasser, darum werden wir durch Anwendung eines bestimmten Druckes relativ mehr von den ersteren auspressen, und es tritt eine Lösung aus, die konzentrierter ist, als die imbibierte. Daß hierbei die gleichen Konzentrationsverhältnisse eingehalten werden, wie bei der Quellung einer lufttrockenen Membran in Salzlösung, erklärt sich eben aus der Reversibilität des Vorganges.

Doch wie dem auch sei, von den Verhältnissen, welche die direkte Beobachtung an der Tierblase kennen lehrt, zu denen, auf die wir betreffs der semipermeabeln Membran indirekt schließen müssen, ist nur ein Schritt. Wir müssen für sie nur die Forderungen aufstellen, daß erstens „Poren und Kanäle“ außerhalb der molekularen Wirkungssphäre der Membranteilchen nicht existieren, und daß zweitens innerhalb dieses Bereiches für gewisse Stoffe die „Lösungsaffinität“ auf einen unendlich kleinen Wert herabgedrückt ist. Sind diese Voraussetzungen erfüllt, dann ist aus der Diffusionsmembran eine in gewissen Grenzen semipermeable Membran geworden.

Was nun speziell die Plasmahaut betrifft, so ist es denkbar, daß bei der Erfüllung der ersten Forderung das eingelagerte Cholesterin eine Rolle spielt. Zu der zweiten kommt, wie sich aus den Versuchen ergiebt, die Forderung der Veränderlichkeit hinzu. Durch eine koordinierte Reaktion aller diese Haut aufbauenden Teilchen kann je nach den Umständen, zB. je nach dem Konzentrationsverhältnis zwischen Innen- und Außenlösung, die erforderliche Modifikation der Permeabilität erreicht werden. Eine derartige Koordination bei den Veränderungen der einzelnen Teilchen ist namentlich dann nötig, wenn es sich um die Hemmung des weiteren Durchtritts einer bestimmten Substanz handelt. Dieser

Effekt ist naturgemäß nur dann zu erzielen, wenn alle in Betracht kommenden Partikel der Plasmahaut gleichsinnig reagieren.

Daraus ergeben sich aber weitere Folgerungen, die nicht ohne Bedeutung sind. Plasmahaut und Vakuolenhaut sind, wie Pfeffer[1]) gezeigt hat, keine stets von ihresgleichen abstammenden Organe; sie werden im Gegenteil durch Differenzierung aus dem gewöhnlichen Protoplasma überall da gebildet, wo dieses mit einer wässerigen Flüssigkeit in Berührung kommt. Was liegt nun näher, als den Teilchen des gesamten Protoplasmakörpers, die an jeder beliebigen Stelle zur Bildung einer Plasmahaut zusammentreten können, die gleichen prinzipiellen Eigenschaften zuzuschreiben, die an jener zum Ausdrucke gelangen? In der Hauptsache handelt es sich um die Fähigkeit, das Wasser in relativ fester Weise an sich zu binden und diesem durch Molekularkräfte gebundenen Wasser besondere, und vor allem variable Lösungseigenschaften zu erteilen. Bei der Plasmahaut kommen diese Fähigkeiten in den Stoffaustauschvorgängen zum Ausdruck, weil einmal, wie wir sahen, ihre Teilchen notwendigerweise sehr dicht aneinander gelagert sind und dann ihre Eigenschaften in koordinierter Weise ändern. Für die Teilchen des Protoplasmas haben wir nun keinen Grund, diese Annahmen zu machen, und es ist sehr wohl möglich, daß Unterschiede, die dort in zeitlicher Aufeinanderfolge auftreten, im Plasmakörper gleichzeitig nebeneinander in seinen verschiedenen Teilen bestehen. Es fragt sich nun, was jene Fähigkeiten dann für Folgen bezüglich der Verteilung von Wasser und gelösten Stoffen haben werden, und ob wir auch diese theoretisch abgeleiteten Konsequenzen durch die Beobachtung bestätigt finden.

Was zunächst die Verteilung des Wassers im Protoplasmakörper anlangt, so ist bei seinem größeren Wasserreichtum, seinem sich dem flüssigen nähernden Aggregatzustand von vornherein wahrscheinlich, daß hier ein Teil als „kapillares Imbibitionswasser", also außerhalb der molekularen Wirkungssphäre der Plasmateilchen, sich befindet. Dementsprechend ist, wie Pfeffer dargelegt hat, für Aufnahme oder Nichtaufnahme eines gelösten Körpers in die Zelle sein Verhalten zu der äußersten Plasmaschicht entscheidend; hat er diese passiert, so verteilt er sich, ohne Widerstand zu finden, im Protoplasma. Am klarsten geht dies aus Pfeffers Erfahrungen an getöteten Protoplasten hervor, die noch tagelang für

1) Pfeffer, Plasmahaut und Vakuolen. Abh. d. K. s. Ges. d. Wiss., 1890.

gewisse Farbstoffe impermeabel bleiben können, wenn man nur sorgfältig jede Volumenveränderung ausschließt; tritt aber durch Verdünnung der Außenlösung eine Ausdehnung des Protoplasten ein, so reißt die Plasmahaut, und die übrige Plasmaschicht kann dem Farbstoffe den Durchtritt nicht verwehren.

Hiernach würde also zwischen Plasmahaut und Plasmakörper der Unterschied bestehen, daß die erstere nur „Quellungswasser", der letztere außerdem auch kapillares Imbibitionswasser enthält. Es ist nicht ohne Interesse, bei dieser Gelegenheit kurz die Frage zu erörtern, ob eine quantitative Bestimmung dieser Anteile möglich ist. Als Ausgangspunkt könnten zB. die Erscheinungen dienen, die bei der Übertragung eines Protoplasten aus einer verdünnteren Lösung eines nicht eindringenden Stoffes in eine konzentriertere sich abspielen. Der Protoplasmakörper wird hierbei solange Wasser verlieren, bis sein Wasseranziehungsvermögen aufs neue sich mit demjenigen der Außenlösung ins Gleichgewicht gesetzt hat. Das wird aber in bezug auf das Quellungswasser weit früher der Fall sein, als bezüglich des anderen Anteiles. Denn das Anziehungsvermögen für diesen letzteren folgt den Gesetzen des osmotischen Druckes, steigt also im umgekehrten Verhältnis zu der festgehaltenen Wassermenge, während die Kraft, mit der das Quellungswasser festgehalten ist, beim Wasserverlust nicht entsprechend jenem Proportionalitätsgesetz, sondern bedeutend rascher zunimmt; das geht aus allen Erfahrungen über den Quellungsdruck hervor[1]). Unter Umständen wird also der Verlust einer minimalen Quellungswassermenge die gleiche Druckschwankung kompensieren, wie die Abgabe eines großen Anteiles des Imbibitionswassers. Von welcher Bedeutung das für die Ökonomie des Protoplasmas ist, leuchtet ohne weiteres ein; je mehr Quellungswasser vorhanden ist, um so leichter ist es möglich, bei beträchtlichen Veränderungen der Außenlösung die Schwankungen des Wassergehaltes im Protoplasma auf ein geringes Maß zu reduzieren. Bei der Wichtigkeit dieses Umstandes ist jede Untersuchung, die uns positive Ergebnisse über die Abhängigkeit des Wassergehaltes von der Außenkonzentration liefert, von größter Bedeutung. Was aber die quantitative Bestimmung der beiden Anteile des Wassers anbelangt, so ist sie kaum auf Grund derartiger Erfahrungen durchzuführen, weil die Änderung der Menge des Quellungswassers nach einem uns unbekannten

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I (1897), p. 63.

Gesetz erfolgt, und wir so eine Unbekannte zuviel in den Gleichungen haben. Immerhin ist ein kurzer Hinweis auf die in dieser Richtung vorliegenden Tatsachen nicht ohne Interesse. Bei pflanzlichen Protoplasten stoßen wir auf unüberwindliche Hindernisse, weil wir zwar imstande wären, die Volumänderungen gewisser Teile, zB. des Zellkernes, unter dem Einflusse verschieden konzentrierter Lösungen genau zu bestimmen, uns aber die unbedingt notwendige Kenntnis eines Gesamtwassergehaltes fehlt. Insofern sind wir bei tierischen Elementen besser daran, weil sie oft in ihrer Gesamtheit aus plasmatischer Substanz bestehen, und wir uns größere Mengen des zu prüfenden Plasmas für alle notwendigen Bestimmungen verschaffen können.

So tauchte zB. Overton[1]) Froschmuskeln in hypertonische Kochsalzlösungen und konstatierte, daß die Volumabnahme geringer war, als sie hätte ausfallen müssen, wenn das gesamte Wasser des Gewebes den osmotischen Gesetzen folgen würde. Daraus zieht er denn auch die Schlußfolgerung, daß im Muskel das Wasser in zwei verschiedenen Phasen vorhanden ist, von denen die eine den osmotischen Gesetzen folgt, die andere, das „Quellungswasser", etwa in Gestalt einer festen Lösung in der quellungsfähigen Substanz anzunehmen wäre.

Nicht minder deutlich sprechen die Tatsachen, welche Hamburger[2]) an roten und weißen Blutkörperchen konstatiert hat, ohne freilich mit genügender Klarheit die entsprechenden Schlüsse daraus zu ziehen. Mit Hilfe von Methoden, über die näheres in dem zitierten Buche nachgelesen werden möge, untersuchte Hamburger, welcher Anteil des Blutkörpervolumens sich an der durch hypertonische Lösungen veranlaßten Volumabnahme beteiligt. Er bestimmte diesen Wert zu etwa 45 %; so groß soll nun der Wassergehalt der Blutkörperchen sein, während mit 55 % das feste Plasmagerüst und die gelösten Hämoglobinmoleküle in Anschlag gebracht werden. Nun ergeben aber die direkten Wasserbestimmungen den bedeutend höheren Wert von 60 Gewichtsprozenten. Diesen Umstand erklärt Hamburger durch die Annahme, daß „bei der gebräuchlichen Methode zur Bestimmung des Wassers (Austrocknen bei etwa 105°) infolge sekundärer Zersetzungen Wasser

1) Overton, Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie. Pflügers Archiv, Bd. 92 (1902).

2) Vgl. die Zusammenstellung der diesbezüglichen Untersuchungen bei Hamburger, Osmotischer Druck und Ionenlehre in der Medizin, Bd. I (Wiesbaden 1903).

neu gebildet oder frei geworden sein muß, das im normalen Zustande nicht als solches in freiem Zustand vorhanden war". Das Freiwerden derartig großer Wassermengen durch chemische Umsetzungen bei 105° ist von vornherein so gut wie ausgeschlossen, und so werden wir mit der Annahme nicht fehl gehen, daß dieser Überschuß an Wasser, der sich an den osmotischen Vorgängen nicht beteiligt, aber beim Trocknen nachweisbar ist, auf Quellungswasser entfällt. Immerhin wäre es von Interesse, die Wasserbestimmungen durch Trocknen im Vakuum bei niedrigerer Temperatur durchzuführen.

Diese Untersuchungen sind eine willkommene Ausfüllung der Lücke, die beim Studium pflanzlicher Protoplaste notwendigerweise bestehen bleibt, und wir dürfen wohl die an Blutkörpern, Muskeln usw. gewonnenen Resultate auf das lebende Protoplasma im allgemeinen übertragen.

Was nun die Verteilung der gelösten Stoffe in der Zelle anbelangt, so ergibt sich als erste wichtige Konsequenz aus der obigen Betrachtung, daß deren molekulare Konzentration im Zellsaft und der das Protoplasma durchtränkenden Lösung nicht notwendig die gleiche sein muß. Gleich wird stets nur das Wasseranziehungsvermögen dieser beiden Teile sein, da jede Differenz unmittelbar durch eine entsprechende Wasserbewegung ausgeglichen wird. Da aber, wie wir sahen, die kolloidalen Bausteine des Protoplasmas selbst ein Quantum Wasser in relativ fester Weise an sich zu binden vermögen, kann die wasseranziehende Kraft des Protoplasmaleibes dem osmotischen Anziehungsvermögen des Zellsaftes ohne entsprechende Konzentration der gelösten Stoffe das Gleichgewicht halten. Illustriert wird dieses Verhalten durch die oben ausführlich besprochenen Versuche an der Tierblase. Es ist nur noch darauf hinzuweisen, daß physiologisch diese Erscheinung von großer Bedeutung sein kann, namentlich in Fällen, wo ein Organismus, zB. ein Schimmelpilz, sich an das Leben in hochkonzentrierten Lösungen anpaßt. Der Zellsaft muß in solchen Fällen eine molekulare Konzentration erhalten, welche diejenige der Außenlösung um ein gewisses Maß übertrifft; im Protoplasmakörper kann aber ebenso wie der Wassergehalt auch der Gehalt an gelösten Stoffen reguliert werden, ohne daß beträchtliche Abweichungen vom normalen Zustand einzutreten brauchen. Hierzu ist nur eine entsprechende Modifikation der Affinitäten des kolloiden Protoplasmas notwendig.

Nun wollen wir nach dieser summarischen Betrachtung des gesamten Protoplasmakörpers dazu übergehen, dessen einzelne Teilchen in ihrem Verhalten gegenüber gelösten Stoffen zu prüfen. Wenn wir in dem oben angedeuteten Umfange die Erfahrungen an der Plasmahaut auf die den übrigen Protoplasten aufbauenden Micelle übertragen, so würde sich folgendes ergeben:

Die gelösten Stoffe, die in den Protoplasmakörper eindringen, verbreiten sich zunächst gleichmäßig innerhalb des oben näher charakterisierten kapillaren Imbibitionswassers. Ob sie nun von hier aus in die molekulare Wirkungssphäre der Protoplasmateilchen einzudringen vermögen, hängt von deren Eigenschaften ab, die, wie uns die Permeabilitätsversuche lehrten, veränderlich sind. Nun betonten wir schon oben, daß die Verschiedenheiten im Verhalten, die wir an der Plasmahaut nacheinander beobachten können, im übrigen Protoplasmakörper sehr wohl nebeneinander zu bestehen vermögen. Es können also sehr wohl zwei benachbarte „Micelle" zu verschiedenen im Imbibitionswasser gelösten Körpern Affinität besitzen und so aus diesem Gemisch gelöster Stoffe eine Auswahl treffen. Bei dem eminent regulatorischen Charakter, den wir an jenen Veränderungen der Lösungsaffinität bei den Stoffaustauschvorgängen konstatieren, liegt die Annahme nahe, daß sie auch im Stoffwechsel zur Anwendung gelangen, wo sie, wie gleich ausführlicher darzulegen ist, von großer Wichtigkeit sein können.

Wir wollen zunächst noch eine andere Frage diskutieren, die sich eng an die besprochenen Probleme anschließt. Schon früher[1]) hatte ich Gelegenheit, auf Hofmeisters Anschauungen über die Speicherung gelöster Stoffe im Protoplasma hinzuweisen. Wir sahen, wie dieser Autor, ausgehend von der Betrachtung des Speicherungsvermögens von Leim- und Agarplatten für gewisse Farbstoffe, auch dem kolloidalen Protoplasma eine analoge Fähigkeit bezüglich der im Stoffwechsel wichtigen Substanzen zuschreibt, und mit Recht betont, daß solche Eigenschaften von großer Wichtigkeit für das Leben der Zelle sein würden[2]). Es fragt sich nun, ob

1) Nathansohn, Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII (1902), p. 246. Vgl. die dort zitierte Literatur.

2) Eine große Bedeutung gewinnt dieser Gesichtspunkt für die tierische Physiologie dadurch, daß er eine Erklärung gibt, wie sich lokal gelöste Stoffe anhäufen können ohne Erzeugung osmotischen Druckes. Die tierischen Zellen und Gewebe sind nicht wie die pflanzlichen imstande, einen solchen durch den elastischen Gegendruck fester Membranen zu äquilibrieren. Tritt aber Speicherung gelöster Stoffe vermöge ihrer Affinität

die Vorgänge, die wir an der Plasmahaut konstatieren, etwa eine Stütze für diese Auffassung abzugeben vermögen. Nun haben derartige Speicherungsvorgänge im Sinne Hofmeisters zur Voraussetzung, daß die fraglichen kolloidalen Teilchen eine größere Affinität zum gelösten Stoffe besitzen, als das Wasser. Über diese Relation besagen uns aber die Stoffaustauschversuche garnichts. Für die Permeabilität ist es nur unbedingte Voraussetzung, daß der betreffende gelöste Körper in die Wirkungssphäre der Membranteilchen aufgenommen wird. Die Konzentration, in der er sich dort befindet, hat, wie ich schon ausdrücklich betonte (l. c., p. 257), keinerlei Einfluß auf das Resultat des Austausches. Umgekehrt läßt sich also auch aus diesem nichts in bezug auf die Konzentrationsverhältnisse innerhalb des Diffusionshäutchens entnehmen.

Scheiden wir also, um sichere Grundlagen für die folgenden Ausführungen zu gewinnen, klar das hypothetische von den auf empirischer Grundlage beruhenden Schlüssen, so ergibt sich folgendes: Wir haben den Teilchen des Protoplasmas die Fähigkeit zuzuschreiben, der in ihrer Wirkungssphäre befindlichen wässerigen Lösung eine von der des Imbibitionswassers qualitativ und quantitativ verschiedene Zusammensetzung zu erteilen. Wir wissen ferner, daß diese nicht konstant zu sein braucht, sondern regulatorisch veränderlich ist. Bei den Teilchen der Plasmahaut läßt sich die gleichsinnige Veränderung aller ihrer „Micelle" an der Variation der Durchlässigkeit erkennen. Es ist aber die Möglichkeit für noch kompliziertere Regulationen durch koordiniertes Zusammenarbeiten der Teilchen des Protoplasten, für eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit und fortwährenden Wechsel der Verteilung gelöster Stoffe innerhalb desselben gegeben, deren Bedeutung für die Dynamik des Stoffwechsels im folgenden Kapitel erörtert werden soll.

zu den kolloidalen Plasmateilchen ein, so ist die Bedingung zur Erzeugung osmotischen Druckes nicht erfüllt, da die betreffenden Moleküle nicht in freiem Zustande gelöst, sondern in irgendwelcher Weise gebunden sind. So mag oft die Entstehung zu hoher osmotischer Drucke verhütet werden, wenn auch keineswegs alle einschlägigen Fragen durch die oben angeführte Hypothese zu erklären sind; eine nähere Erörterung würde jedoch zu weit führen. Bei behäuteten Pflanzenzellen wird die Vermeidung zu hoher Drucke keine besonders große Rolle spielen, da ja die Möglichkeit zu deren Äquilibrierung gegeben ist. Demgemäß ist auch in Reservestoffe führenden Zellen, die oft sehr große Mengen gelöster Stoffe gespeichert enthalten, mit Hilfe der plasmolytischen Methode ein entsprechend hoher Druck nachzuweisen

Träfe Hofmeisters Annahme zu, so würde noch die Fähigkeit der Plasmateilchen hinzukommen, gewisse gelöste Stoffe an sich zu reißen und so aus dem kapillaren Imbibitionswasser so gut wie völlig zu entfernen, etwa wie eine Leimplatte verdünnter Farblösung fast allen Farbstoff zu entziehen vermag. Dies wäre von großer Bedeutung für die notwendigerweise in der Zelle häufig stattfindende Separierung verschiedener Stoffe, deren Einwirkung aufeinander garnicht oder nur unter dem regulierenden Einflusse des Protoplasmas stattfinden soll. Wenn zB. ein Teil der Micelle zu einem Enzym, ein anderer zu dem Stoff, auf den es wirkt, besondere Affinität hätte, so würden beide Substanzen aus dem Imbibitionswasser entfernt und von einander getrennt werden können, solange es die Ökonomie des Stoffwechsels erfordert. Das wäre von großer Wichtigkeit für das Verständnis vieler Erscheinungen des Stoffwechsels, doch beruht diese Betrachtung, wie ausdrücklich betont wurde, auf hypothetischer Grundlage.

IV. Ausblicke auf die Dynamik des Stoffwechsels.

Die Bedeutung der Verteilung gelöster Stoffe im Plasmakörper für den Stoffwechsel liegt darin, daß sie, wie ausführlich dargelegt werden soll, auf die chemischen Gleichgewichte zwischen den dort in Reaktion tretenden Stoffen von Einfluß ist, und mithin für den Verlauf des Stoffumsatzes ein maßgebender Faktor werden kann.

Die ausführliche Diskussion dieses schwierigen Punktes erscheint mir an dieser Stelle um so mehr berechtigt, als wir auch von einer anderen Seite her zu einer Betrachtung der Gleichgewichtserscheinungen im Stoffwechsel im Anschluß an unsere Erfahrungen über die Regulation des Stoffaustausches gedrängt werden. Wir lernten eine Anzahl von Gleichgewichtserscheinungen zwischen der Zusammensetzung von Außen- und Innenflüssigkeit kennen, die mit physikalischen Gleichgewichten die äußere Ähnlichkeit gemein haben, daß sie bei Störungen nach beiden Richtungen hin wieder hergestellt werden. Sie zeigen aber doch einen fundamentalen Unterschied von jenen: ihre Lage ist nicht von der Beschaffenheit der beiden Flüssigkeiten, sondern von den Eigenschaften der trennenden Membran, d. h. der zwischen ihnen liegenden Protoplasmaschicht abhängig: durch sie wird das Konzentrationsverhältnis zwischen beiden Lösungen bestimmt und entweder durch Hemmung

der Aufnahme oder Abgabe gegen die Kräfte der Diffusion hergestellt. Das ist ein fundamentaler Unterschied gegenüber den physikalischen Diffusions- und Verteilungsgleichgewichten, die, wie wiederholt betont wurde, völlig unabhängig sind von den Eigenschaften der trennenden Membran.

Ich habe nun schon früher auf die Ähnlichkeit dieser physiologischen Phänomene mit gewissen Parallelerscheinungen im Stoffumsatz hingewiesen. Wir brauchen nur an den jedem geläufigen Vorgang zu erinnern, der sich an Chlorophyllkörnern und Stärkebildnern abspielt: die wechselnde Bildung und Wiederauflösung der Stärke. Wir wissen, daß bei Zufuhr einer genügenden Zuckermenge der Überschuß als Stärke niedergeschlagen wird; findet anderseits Verbrauch des Zuckers statt, so hat dies wieder die Lösung eines Teils der Stärke zur Folge, und so sehen wir, daß durch diesen Wechsel der entgegengesetzten Prozesse ein Gleichgewicht zwischen dem gelösten Zucker und der Stärke kontinuierlich erhalten wird. Die Menge des Zuckers, die dazu nötig ist, die Bildung von Stärke zu veranlassen, ist spezifisch verschieden. Wir wissen, daß bei manchen Pflanzen die Stärke sehr leicht gebildet wird, bei anderen aber erst bei einem sehr großen Überschuß an Zucker entsteht. Es ist niemals kritisch diskutiert worden, ob wir es hier mit einer dem Massenwirkungsgesetz folgenden Erscheinung zu tun haben, die den bekannten chemischen Gleichgewichten der leblosen Natur entspricht, oder mit einer komplizierten Reaktion des lebenden Plasmas. Die Ansichten hierüber dürften verschieden sein: während wir vielfach die Neigung erkennen, diese Erscheinungen als physiologische Phänomene zu betrachten[1]), hat zB. Overton gelegentlich die Gesetze für das bewegliche chemische Gleichgewicht und seine Abhängigkeit von der Temperatur auf die Relationen zwischen Zucker und Stärke in der Zelle angewandt, ohne die Berechtigung dieser Übertragung in Frage zu stellen.

Werfen wir nun zunächst einen Blick auf die Gleichgewichtserscheinungen der chemischen Reaktionen in der leblosen Natur. Die erste eingehend studierte reversible Reaktion, das heißt eine solche, die je nach den Umständen in entgegengesetzter Richtung zu verlaufen vermag, ist die von Berthelot und Jungfleisch untersuchte Bildung und Verseifung der Ester. Das eigentümliche

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I (2. Aufl. 1897), p. 301 f. Berthold, Physiologie der pflanzlichen Organisation II (1904).

daran ist das, daß, wenn Alkohol und Säure in äquimolekularem Verhältnis gemischt sich zu Ester und Wasser umsetzen, dieser Prozeß nicht zu Ende verläuft, sondern von selbst aufhört, wenn $^2/_3$ der Ausgangsprodukte verbraucht sind. Jetzt befinden sich die reagierenden Stoffe in einem Gleichgewichtszustand, der anderseits auch hergestellt wird, wenn wir umgekehrt von Ester und Wasser ausgehen und diese Stoffe in äquimolekularen Mengen aufeinander wirken lassen. Jetzt findet unter Wasseraufnahme Spaltung des Esters statt, die sich am dritten Teile seiner ursprünglichen Menge vollzieht, sodaß nach Beendigung des Prozesses das Reaktionsgemisch die gleiche Zusammensetzung hat, wie dasjenige, das aus Säure und Alkohol sich bildet. Der chemische Vorgang verläuft also hier von selbst je nach den Umständen bald in dieser und bald in jener Richtung.

Während man früher derartige Fälle als Ausnahmen ansah, ist man allmählich zu der Ansicht gekommen, daß sie im Gegenteil die Regel darstellen; nur entzieht sich aus zwei Gründen oft der chemische Gleichgewichtspunkt unserer Erkenntnis: einmal dann, wenn er dermaßen nach einer Seite hin verschoben ist, daß wir den gegenläufigen Vorgang mit unseren analytischen Mitteln nicht mehr nachzuweisen vermögen, zum andern dann, wenn durch feste oder gasförmige Ausscheidung eines Teils der Reaktionsprodukte eine beständige Störung des Gleichgewichtes bewirkt wird; und so kommt es, daß so viele Reaktionen scheinbar nur in einer Richtung verlaufen können.

Der oben erwähnte Vorgang der Bildung und Wiederauflösung der Stärke, der zur Erhaltung einer bestimmten Zuckerkonzentration in der Zelle führt, hat nun eine nicht zu verkennende Ähnlichkeit mit den in der leblosen Natur ablaufenden reversiblen Reaktionen: liegt nun in der Tat eine tiefere Analogie vor, oder ist die Ähnlichkeit nur äußerlich? Diese Frage wollen wir nunmehr prüfen. Außerhalb des Organismus, in wässeriger Lösung, findet die Umsetzung zwischen Stärke und Zucker stets nur in einer Richtung statt: wir können Stärke in Zucker überführen, niemals aber den umgekehrten Prozeß veranlassen. Die Zerlegung geht unter dem Einflusse verdünnter Säuren in der Wärme bis zur Dextrosebildung, unter dem gewisser Enzyme in der Kälte bis zur Maltosebildung vor sich. In beiden Fällen ist durch Jod, das feine Reagens auf Stärke, keine Spur davon nachzuweisen. Die Lage des chemischen Gleichgewichts begünstigt also dermaßen die Bildung

des Zuckers, daß wir von der Ausgangssubstanz mit unsern feinsten Methoden keine Spur mehr nachzuweisen vermögen.

Anders in der Pflanzenzelle. Hier steht die Lösung der Stärke still, wenn der Zuckergehalt eine nur relativ niedrige Grenze erreicht hat. Steigt er durch Zufuhr von außen über diesen Grenzwert, dann findet sogar die Bildung von Stärke statt, bis das Gleichgewicht von neuem hergestellt ist. Ist es nun möglich, daß unter den in der lebenden Zelle herrschenden Bedingungen das chemische Gleichgewicht des Systems Stärke—Zucker sich dermaßen gegenüber dem in wässeriger Lösung bestehenden verschoben hat, daß der Bildungs- und Lösungsprozeß sich nach Analogie der oben besprochenen reversiblen Reaktionen von selbst vollzieht, bis ein bestimmter Gleichgewichtszustand hergestellt ist?

Um diese Frage zu beantworten, müssen wir uns darüber klar werden, welche der in Betracht kommenden Faktoren überhaupt eine Verschiebung des chemischen Gleichgewichtes herbeizuführen vermögen.

Unser Augenmerk richtet sich im ersten Augenblick auf die Enzyme, denen gerade in neuerer Zeit eine bedeutende Rolle bei den Synthesen im Organismus zugeschrieben wird. Definieren wir zunächst scharf, was wir unter jener Bezeichnung verstehen, und halten uns dabei streng an die empirischen Tatsachen. Wir nennen Enzyme solche aus dem tierischen oder pflanzlichen Organismus isolierbare Körper, welche den Ablauf gewisser chemischer Reaktionen veranlassen resp. beschleunigen können, ohne sich selbst an der Bildung der Endprodukte zu beteiligen. Mit anderen Worten: sie gehören in diejenige Kategorie von Körpern, die die physikalische Chemie als Katalysatoren bezeichnet.

Nun glaubte man früher, daß Enzyme stets nur Spaltungen zu veranlassen vermögen. Diese Anschauung wurde schlagend widerlegt durch den von Croft Hill geführten Nachweis, daß die Maltose, das aus keimender Gerste isolierte, Malzzucker spaltende Ferment, imstande ist, unter Umständen diesen Zucker aus Dextrose aufzubauen. Später ist es freilich wahrscheinlich gemacht worden, daß es sich dabei nicht um die Maltose selbst, sondern um einen ihr stereoisomeren Zucker, die Isomaltose, handelt; doch das ist für uns nicht von Belang; die Hauptsache bleibt der Nachweis einer durch Enzymwirkung veranlaßten Synthese. Die Einzelheiten dieses Vorganges sind folgende: Unterwerfen wir die Maltose der enzymatischen Spaltung, so verläuft der Prozeß nicht zu Ende,

d. h. bis zum völligen Verschwinden dieses Zuckers; er kommt vielmehr zum Stillstand, wenn dessen Konzentration zu der des entstehenden Traubenzuckers in einem gewissen Verhältnis steht, dessen Wert wiederum von der absoluten Konzentration des Ausgangsmateriales abhängt. Konzentriertere Maltoselösungen unterliegen einer weniger weitgehenden Hydrolyse als verdünntere. Lassen wir nun umgekehrt das Enzym auf reine Dextroselösung wirken, so findet nunmehr der rückläufige Prozeß statt: die Synthese des Malzzuckers, resp. einer ihm stereoisomeren Zuckerart.

Dieser Vorgang gleicht den oben beschriebenen reversiblen Prozessen, und seine völlige Analogie tritt deutlich hervor, wenn wir bedenken, daß er genau in der gleichen Weise sich ohne Mitwirkung des Enzyms abspielt, wenn wir als anorganischen Katalysator verdünnte Säure anwenden. In der Tat unterliegt auch die Spaltung der Maltose durch Salzsäure den oben angeführten Gesetzen; und daß man durch Wirkung von Säuren auf Traubenzucker die Synthese von Isomaltose bewerkstelligen kann, hat Emil Fischer[1]) schon vor der Entdeckung Croft Hills gezeigt. Das Enzym hat also an den in der wässerigen Lösung herrschenden Gleichgewichtszuständen nichts geändert und nur dasselbe bewirkt, was auch anorganische Katalysatoren vermögen.

Wir können aber auch den Nachweis führen, daß dies nicht nur für den vorliegenden Fall gilt, sondern ein allgemeines Gesetz ist, das aus dem zweiten Hauptsatze der mechanischen Wärmelehre folgt. Das gilt generell für alle katalytischen oder „Kontakt"-Wirkungen[2]). „Theoretisch würde man bei Annahme von Einfluß derartiger Kontaktwirkungen auf das Gleichgewicht auf ein perpetuum mobile stoßen, indem das eine Mal die Kontaktsubstanz weggenommen, das andere Mal zugegeben wird; ein fortwährendes Hin- und Hergehen der Umwandlung wäre dann die Folge, was zu irgend einer Arbeitsleistung ohne Temperaturerniedrigung verwendbar wäre und so im Gegensatz zu den Forderungen der Thermodynamik stände. Aus dieser Unfähigkeit derartiger Kontaktsubstanzen, Bewirkung einer Gleichgewichtsverschiebung, geht nun aber unmittelbar die Notwendigkeit hervor, daß die Kontaktsubstanz, falls sie eine der beiden zum Gleichgewicht führenden Reaktionen beschleunigt, sie das auch mit dem reziproken Vorgang tun muß."

---

1) Emil Fischer, Ber. d. d. chem. Gesellsch., 1890, p. 368 f.

2) Van't Hoff, Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie, I (1897), p. 104.

In diesen Worten Van't Hoffs finden wir die Grenze dessen, was durch Enzymwirkung allein erreichbar ist, scharf gezogen. Die Forderung des letzten Satzes findet sich, wie oben ausgeführt, bei der Maltosewirkung erfüllt. Die Unmöglichkeit der Gleichgewichtsverschiebung können wir uns klar vor Augen führen, wenn wir uns folgenden Vorgang denken: In einer Menge wässerigen Lösung werde die Hydrolyse des Malzzuckers durch Säure, in einer anderen durch Maltase ausgeführt. Die Flüssigkeiten stehen in Verbindung mittels einer Membran, die durchlässig ist für die Reaktionsprodukte, undurchlässig für die Katalysatoren. Würde nun der Prozeß nicht in beiden Fällen zu demselben Gleichgewichte führen, so wäre am Schluß des Prozesses eine Störung des Diffusionsgleichgewichtes vorhanden. Dessen Ausgleich würde nun wiederum das chemische Gleichgewicht stören usf.; wir würden also einen immerfort von selbst verlaufenden Kreisprozeß haben, der nach dem zweiten Hauptsatze der Thermodynamik unmöglich ist.

Diese Betrachtungen mögen uns davor warnen, die Resultate der Croft Hillschen Untersuchungen, so interessant sie auch sind, ohne weiteres zu verallgemeinern. Gewiß, ein Enzym kann eine Synthese veranlassen; aber bloß dann, wenn ihr Verlauf zum chemischen Gleichgewichte führt und in gleicher Weise auch durch irgend einen anderen Katalysator bewerkstelligt werden könnte. Wenn wir aber sehen, daß im Protoplasma Synthesen ausgeführt werden, die den außerhalb des Organismus herrschenden Gleichgewichtsbedingungen nicht entsprechen, so kann das nicht daran liegen, daß das Protoplasma über besondere Enzyme verfügt, die gerade die Fähigkeit haben, jene Synthese auszuführen; es ist dazu notwendig, daß die Gleichgewichte in irgend einer anderen Weise verschoben werden. Wäre zB. auf irgend eine Weise das Gleichgewicht für die Stärkelösung so verändert, daß dieser Prozeß nicht mehr ganz zu Ende geht, sondern bei einer gewissen Konzentration des Zuckers von selbst aufhört, dann würde unter entsprechenden Umständen, wie oben gezeigt, die Diastase, das stärkelösende Enzym, auch den Stärkeaufbau vollziehen können.

Wir haben bisher die Stoffwechselvorgänge mit den entsprechenden, in wässeriger Lösung stattfindenden Prozessen verglichen. Es drängt sich nun die Frage auf, ob nicht der Umstand, daß sie im Protoplasma, also in einem Medium von abweichenden physikalischen Eigenschaften, verlaufen, von Bedeutung sein kann. Diese Frage werden wir bejahen müssen, und bei ihrer Diskussion

den Einfluß der Verteilung der gelösten Stoffe auf ihre Reaktionen zu erörtern haben.

Jedes chemische Gleichgewicht ist nämlich in hohem Maße verschiebbar durch Änderung des Mediums, in dem die Reaktion vor sich geht, und zwar wird diese Gleichgewichtsverschiebung beherrscht von den Löslichkeitsverhältnissen der in Betracht kommenden Stoffe in den verschiedenen Medien. Diese Beziehungen sind in folgender Weise abzuleiten: Jeder Körper verteilt sich zwischen zwei in Berührung stehenden Lösungsmitteln in einem konstanten, von der absoluten Konzentration unabhängigen Verhältnis, dem sog. Teilungsverhältnis. Hat nun in einem dieser Lösungsmittel, etwa Wasser, eine chemische Reaktion zu einem Gleichgewicht geführt, so werden in das andere, etwa Schwefelkohlenstoff, die reagierenden Stoffe, jedes seinem besonderen Teilungskoeffizienten entsprechend, übergegangen sein, und zum Schluß im Schwefelkohlenstoff in einem anderen Konzentrationsverhältnis zueinander stehen als im Wasser. Nun müssen aber die im Schwefelkohlenstoff gelösten Stoffe, die dem Teilungsgesetz entsprechend sich mit den im Wasser befindlichen ins Diffusionsgleichgewicht gesetzt haben, untereinander im chemischen Gleichgewichte stehen. Sonst wäre nämlich wiederum die Möglichkeit zu chemischen Umsetzungen gegeben, die ihrerseits zu Störungen des Diffusionsgleichgewichtes führen würden. Dadurch wäre aber ähnlich wie in dem bereits oben angeführten Beispiel die Möglichkeit zu einem Prozeß gegeben, der dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik widerspricht. In dessen Unmöglichkeit ist also die eben dargelegte Beziehung zwischen Gleichgewichtsverschiebung durch das Medium und Teilungsverhältnis gegeben.

Das Teilungsverhältnis steht aber seinerseits zu den Löslichkeitskonstanten in Beziehung. Diese wird am klarsten hervortreten, wenn wir uns den gelösten Körper im Überschusse vorhanden und demnach in beiden Lösungsmitteln bis zur Sättigung gelöst denken. In diesem Falle ist nun das „Teilungsverhältnis", d. h. das Konzentrationsverhältnis in beiden Medien, gleich dem Verhältnis seiner Löslichkeitswerte in diesen. Da nun bei Anwendung verdünnter Lösungen der Teilungskoeffizient der gleiche bleibt, so verteilt sich auch hier der gelöste Stoff zwischen den Lösungsmitteln im Verhältnis seiner Löslichkeitskonstanten in denselben. Wenigstens gilt dies als Grenzgesetz, das bei schwer löslichen Körpern genau, für andere angenähert zutrifft.

Wir wollen uns die Folgerungen dieser Deduktion an konkreten Beispielen klarmachen, die für unsere stoffwechselphysiologische Betrachtung von Bedeutung sind, und wenden uns zunächst zu dem bereits besprochenen Falle des Gleichgewichtes zwischen Maltose und Glukose. Denken wir uns eine im chemischen Gleichgewichte stehende Lösung dieser beiden Zucker in Berührung mit einer Plasmaschicht, deren Lösungsvermögen für Glukose in der im vorigen Abschnitt erörterten Weise stark abgeschwächt ist. Dann wird dem Verteilungsgesetz entsprechend in das Plasma relativ weniger von dieser Zuckerart übergehen, als von der Maltose, das Konzentrationsverhältnis demgemäß zugunsten dieser letzteren verschoben sein. Nach den oben entwickelten Prinzipien geht damit eine gleichsinnige Verschiebung des chemischen Gleichgewichtes Hand in Hand. Daraus ergibt sich die Folgerung, daß in einem Plasmakörper mit den supponierten Eigenschaften die Hydrolyse der Maltose nicht so weit gehen würde, wie in wässeriger Lösung, und anderseits die Möglichkeit zu einer ausgiebigeren Synthese dieses Zuckers aus Glukose durch Enzymwirkung möglich wäre.

Können wir nun auf den gleichen Prinzipien fußend auch solche Synthesen erklären, die außerhalb des Organismus überhaupt nicht durchzuführen sind? Denken wir zB. an die Hydrolyse des Rohrzuckers, die bekanntlich „quantitativ“ verläuft. Wir können nach Ablauf des Prozesses im Reaktionsgemisch keine Spur von den Ausgangssubstanzen mehr nachweisen, und demgemäß gelingt uns die Synthese des Rohrzuckers aus Invertzucker weder durch Anwendung des Invertin, noch eines anorganischen Katalysators. Nun ist aber auch in dem Inversionsgemisch noch eine geringe Menge von Rohrzucker anzunehmen, die wir nur mit Hilfe unserer analytischen Methoden nicht nachzuweisen vermögen. Theoretisch ist es daher sehr wohl möglich, daß in einem anderen Medium mit entsprechendem Lösungsvermögen das Gleichgewicht dermaßen verschoben wird, daß die Hydrolyse noch merkliche Mengen von Rohrzucker unberührt läßt, und demgemäß dessen Synthese aus Invertzucker bis zu jener Grenze möglich ist.

Wenden wir uns also zur Betrachtung der Eigenschaften einer Plasmaschicht, in der sich auf Grund unserer Prinzipien die Synthese nachweisbarer Rohrzuckermengen vollziehen soll. In erster Linie würden wir eine Herabdrückung des Lösungsvermögens für Invertzucker anzunehmen haben. Schon diese würde eine Ver-

schiebung des Gleichgewichtes zugunsten des Rohrzuckers zur Folge haben. In diesem Falle ist aber, wenn der Vorgang physiologisch irgendwie von Bedeutung sein soll, eine außerordentlich starke Verschiebung des Gleichgewichtes notwendig; erst dann könnte es zur Bildung merklicher Rohrzuckermengen kommen; und da anderseits der Invertzucker das Material zur Synthese darstellt, so kann das Lösungs- oder Aufnahmevermögen des Protoplasmas nicht unter ein gewisses Maß sinken. Es würde also wohl noch ein beträchtliches Speicherungsvermögen des Protoplasmas für Rohrzucker hinzutreten müssen. Diese beiden Umstände im Verein könnten allerdings imstande sein, das Gleichgewicht Rohrzucker—Invertzucker so stark zu verschieben, daß eine enzymatische Synthese des ersteren ermöglicht wäre. Es erhellt daraus, welche Bedeutung dem Hofmeisterschen Prinzip zukommt, und wie sehr experimentelle Untersuchungen über diesen Punkt erwünscht sind.

Wir haben also gesehen, daß unter bestimmten Voraussetzungen im Protoplasma Gleichgewichtszustände herrschen können, die von den in wässeriger Lösung bestehenden völlig verschieden sind. Wäre aber selbst eine derartig große Verschiebung imstande, die Phänomene, von denen wir bei unserer Betrachtung ausgingen, verständlich zu machen? Stellen wir uns in weiterer Verfolgung des eben besprochenen Beispieles die Zelle einer Zuckerrübe vor, die aus zugeführtem reduzierendem Zucker Saccharose bildet. Am Schlusse der Vegetationsperiode finden wir schließlich im Zellsafte eine reichliche Menge von Rohrzucker neben geringen Quantitäten reduzierenden Zuckers. Nehmen wir nun an, der Plasmakörper jener Zellen habe in der oben dargelegten Weise die Fähigkeit zur Rohrzuckerbildung, so würde in ihm sich die Synthese aus Invertzucker vollziehen, bis die Zuckerarten in ein bestimmtes, von den Lösungskonstanten abhängiges Konzentrationsverhältnis gelangt sind. Dieser so gebildete Rohrzucker kann aber nicht von selbst durch Diffusion in den Zellsaft gelangen. Denn die Verschiebung des Gleichgewichtes ist ja dadurch bedingt, daß das im Plasmakörper angenommene Rohrzucker-Invertzuckergemisch im Diffusionsgleichgewicht steht mit einer im Gleichgewicht befindlichen wässerigen Lösung, also einer solchen, deren Rohrzuckergehalt unterhalb der analytischen Grenze liegt. Nehmen wir also selbst eine so beträchtliche Gleichgewichtsverschiebung an, so würde sie dennoch nicht die allmähliche Anhäufung des Rohrzuckers im Zellsafte erklären. Es wäre dazu die Annahme eines aktiven Eingreifens des

Plasmakörpers nötig, der entgegen dem Diffusionsgleichgewicht Rohrzucker in den Zellsaftraum beförderte, um so stetig die Möglichkeit zur Bildung neuer Zuckermoleküle zu schaffen. Genau wie in diesem Falle würden die Verhältnisse bei der wechselnden Bildung und Hydrolyse der Stärke liegen. Hier wird das Produkt der Synthese in fester Form ausgeschieden, also gleichfalls aus der molekularen Wirkungssphäre des Plasmas entfernt. Es kann also unter den obigen Annahmen auch hier das beobachtete Gleichgewicht zwischen Zucker und Stärke in der Zelle kein rein physikalisches sein, weil seine Erhaltung durchaus das Eingreifen des lebenden Protoplasmas erfordert.

Der Zweck der vorstehenden Betrachtungen war zunächst der Nachweis, daß, selbst wenn die durch Veränderungen des Mediums bedingten Gleichgewichtsverschiebungen in einem für die Synthese möglichst günstigen Masse in Anschlag gebracht werden, die an der lebenden Zelle beobachteten Phänomene dennoch nicht restlos in physikalisch-chemischem Sinne aufgehen, sondern daß auch dann noch ein Punkt zurückbleibt, der das aktive Eingreifen des lebenden Plasmas erfordert. Jetzt wollen wir die einschlägigen Tatsachen unter Entkleidung alles Hypothetischen ins Auge fassen. Sicher ist zunächst, daß die Verteilung der gelösten Stoffe im Plasmakörper, dessen Lösungseigenschaften von denen wässeriger Lösungen verschieden sind, auf die in ihm herrschenden chemischen Gleichgewichte von Einfluß ist. Ob nun dieser Einfluß so weit geht, Synthesen zu ermöglichen, können wir auf Grund des Tatsachenmaterials zurzeit nicht entscheiden; und so sollen unsere Ausführungen keine Theorie der Synthesen im Plasma darstellen, sondern ein Beispiel, wie man sich auf Grund von möglichen, aber unbewiesenen Voraussetzungen den Verlauf vorstellen kann. Dieses Beispiel ermöglicht es aber, zu erkennen, worauf es unter allen Umständen bei diesen Synthesen ankommt: in erster Linie ist eine Verschiebung des chemischen Gleichgewichtes in irgendwelcher Weise notwendig, damit diese Prozesse, die außerhalb des Plasmas nicht verlaufen, dort stattfinden. Da aber die synthetischen Produkte nicht am Orte des veränderten Gleichgewichtes verbleiben, sondern schließlich eine Anhäufung außerhalb des Plasmakörpers stattfindet, so ist zweitens eine stetige Störung des Gleichgewichtes nötig.

Nun bedeutet aber diese Anhäufung gleichzeitig eine Speicherung chemischer Energie. Denn diese synthetisch erzeugten Produkte vermögen sich in der wässerigen Lösung durch bloße kata-

lytische Wirkung ohne Energiezufuhr zu zersetzen und dabei in irgend welcher Weise Arbeit zu leisten. Es muß also bei ihrer Herstellung Energie verbraucht worden, und der synthetische Prozeß mit dem energieliefernden, der Atmung, verknüpft gewesen sein. In dem oben erörterten Beispiele fand diese Verknüpfung so statt, daß zwar die Gleichgewichtsverschiebung durch die statischen Eigenschaften des Protoplasmas gegeben war, aber zwecks Anhäufung der Synthesenprodukte außerhalb des Plasmas eine ständige Störung dieses Gleichgewichtes durch den Plasmakörper stattfand, der die entstehenden Stoffe dem Diffusionsgleichgewicht entgegen in den Zellsaft befördern mußte. Das erfordert einen Arbeitsaufwand, dessen Deckung nur durch den Atmungsprozeß erfolgen kann.

Wie nun real die Verknüpfung der Synthesen mit dem Atmungsprozeß erfolgt, ist zurzeit nicht abzusehen. Das angeführte Beispiel ist nur eine Möglichkeit unter anderen, die bei der komplizierten „maschinellen Struktur“ des Plasmas, d. h. der Einrichtungen zur Energietransformation, vorhanden sind. Außerhalb des Organismus, wo jene fehlt, kann ein energiespeichernder Prozeß auf Kosten eines energieliefernden, etwa eine Reduktion durch gleichzeitige Oxydation, nur erfolgen, wenn beide stöchiometrisch gekoppelt sind, d. h. wenn die betreffenden Stoffe direkt miteinander in Beziehung treten (Ostwald).

Unter allen Umständen lehrt aber die notwendige Beziehung der synthetischen Vorgänge zum energieliefernden Atmungsprozeß, daß es sich bei Gleichgewichtserscheinungen, wie wir sie zB. an der Stärke beobachten, nicht um rein physikalisch-chemische Phänomene handelt. Es werden dabei außerhalb des Protoplasmas Stoffe in Konzentrationsverhältnissen erhalten, die den dort herrschenden chemischen Gleichgewichten nicht entsprechen, und dadurch sind die fraglichen Erscheinungen hinreichend als physiologische Reaktionen charakterisiert.

Über die Rolle der Enzyme bei den Synthesen im Organismus können wir mit Bestimmtheit sagen, daß sie allein die notwendigen Gleichgewichtsverschiebungen nicht vornehmen können. Ist aber in der beschriebenen oder in irgend einer anderen Weise jene Verschiebung zustande gekommen, dann wird jedes Enzym allerdings auch entsprechende Synthesen auszuführen vermögen. Aus theoretischen Betrachtungen ergab sich ja mit notwendiger Konsequenz, daß jeder Katalysator, der einen Vorgang beschleunigt,

auch den reziproken beschleunigen muß, sofern er zum chemischen Gleichgewicht führt, und tatsächlich finden wir ja bei der Maltase diese Forderung erfüllt. Somit würde zB. das Invertin, das unter gewöhnlichen Verhältnissen Rohrzucker nur hydrolysiert, diesen auch bilden können, wenn, wie es ja tatsächlich eintritt, in der Zelle die zu dieser Synthese nötigen Gleichgewichtsbedingungen erfüllt sind. Aus den früheren Ausführungen geht aber genugsam hervor, daß die Enzymwirkung bei den Synthesen nur ein Glied in der ganzen Kette ausmachen kann, und die vom Protoplasma dabei aufzuwendende Energieleistung nicht überflüssig macht.

Zum Schluß sei noch kurz darauf hingewiesen, daß auch das Problem der Kohlensäureassimilation in den so gekennzeichneten Rahmen gehört, nur daß hier die Energie nicht von der Atmung, sondern von der Energie des Lichtes herstammt.. Alle Theorien, die aufgestellt worden sind, um die Assimilation chemisch zu erklären, sind Theorien der Bildung von Kohlehydraten aus den unmittelbaren Reduktionsprodukten der Kohlensäure. Dieser Vorgang ist aber keineswegs für den Assimilationsprozeß charakteristisch und findet auch bei einem Pilze statt, der sich auf Kosten von Ameisensäure als einzige C-Quelle ernährt. Es ist sehr wohl möglich, daß, wie es sich Reinke vorstellt, das Licht auf diesen Prozeß garnicht einwirkt, sondern nur auf den hauptsächlichen, der durch die Reduktion der Kohlensäure repräsentiert wird. Dieser Vorgang erfordert eine Verschiebung des Gleichgewichtes zwischen CO_2 und ihren Reduktionsprodukten, die hier durch das Licht bewirkt wird, während die notwendige Störung durch die ständige Weiterverarbeitung und Abfuhr erfolgt. Wie sich im einzelnen der Prozeß abspielt, wissen wir freilich ebensowenig, wie bei den außerhalb des Organismus stattfindenden photochemischen Gleichgewichtsverschiebungen, und es ist daher ein weiteres Eingehen auf den Gegenstand nicht geboten.

Leipzig, Juni 1904.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XL.



Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern.

Von

Arno Müller.

I. Einleitung.

Stahl (18) hat die Hypothese entwickelt, daß die Mykorrhizenbildung wahrscheinlich in irgend einem näheren Zusammenhang mit der erschwerten Nährsalzgewinnung stehe; da nun aber auf gleichen Standorten sowohl mykotrophe als nicht mykotrophe Pflanzen gefunden werden, so müssen noch andere Momente hinzukommen, die in dem einen Falle eine selbständige Ernährung der Pflanzen ermöglichen, im anderen ausschließen.

Einen wichtigen Faktor bildet nach Stahl dabei die Transpiration. Dieselbe ist, was namentlich deutlich bei der vergleichenden Beobachtung krautiger Gewächse hervortritt, fast immer geringer bei mykorrhizenführenden Pflanzen als bei solchen, die der Wurzelverpilzung entbehren. Die geringe Wasserdurchströmung ermöglicht aber nur eine spärliche Zufuhr mineralischer Nährstoffe, sodaß die Stoffneubildung nur mäßig, und damit das ganze Wachstum der Pflanze nur gering sein kann.

Stahl (18) beobachtete ferner, daß bei solchen trägewüchsigen Pflanzen sehr häufig bei normalen Entwicklungsbedingungen fast ausschließlich Zucker bei der Kohlensäureassimilation gebildet wird, während die stark transpirierenden und üppig wachsenden Pflanzen innerhalb kurzer Zeit Stärke in ihren Blättern speichern, daß also gewisse Beziehungen zwischen saccharophyllen und mykorrhizenführenden Pflanzen einerseits und amylophyllen und mykorrhizenfreien Pflanzen anderseits bestehen.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich hauptsächlich mit folgenden Fragen:

I. Zeichnen sich amylophylle Pflanzen nicht nur durch das Vermögen, schnell Stärke zu speichern, sondern auch durch die größere Menge der gebildeten Kohlehydrate vor den saccharophyllen Pflanzen aus?

II. Wie verhalten sich amylophylle und saccharophylle Pflanzen hinsichtlich der in den einzelnen Tagesstunden gebildeten Kohlehydratmengen?

III. Welche Grenzwerte erreicht in beiden Fällen die Speicherung der Kohlehydrate?

IV. Welche Beziehung besteht zwischen der Wasserversorgung und der Assimilationsgröße?

II. Untersuchungsmethoden.

Die Versuche erstreckten sich über die Sommersemester 1902 und 1903, und zwar wurden im ersteren ausschließlich Vorversuche gemacht, um dann im letzteren mit den geeignetsten Objekten die endgültigen Versuche anzustellen. Die Menge der gebildeten Kohlehydrate wurde durch Wägung nachgewiesen. Bei größeren Blättern wurde nach der von Sachs (13) zuerst angegebenen Methode verfahren. Die Blätter waren am Tage vor dem Versuch alle verdunkelt worden, sodaß sie bei der Versuchsanstellung fast immer mit Ausnahme der Schließzellen stärkefrei waren, wie makro- und mikroskopisch mit Hilfe der Jodprobe jedesmal nachgewiesen wurde.

Die eine Blatthälfte wurde nun nahe der Mittelrippe mit scharfem Messer entfernt, und aus derselben mit Hilfe rechteckiger Brettchen von bekannter Flächengröße ein entsprechendes Spreitenstück herausgeschnitten, und zwar unter Vermeidung stärkerer Seitenrippen. Die herausgeschnittenen Blattstücke wurden zunächst bei 90—100° C. abgetötet und vorgetrocknet, um dann in Wägegläschen bei 100—105° C. bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen zu werden. Die Fehlergrenze schwankt je nach den Blättern, die zur Verwendung gelangen, und der Größe der Flächen. Für eine Fläche von 40 qcm schwankt sie, auf 1 qm berechnet, je nachdem die Pflanze stark- und schwachrippige Blätter hat, zwischen 0,250 g und 0,660 g, um natürlich bei Verwendung größerer Blattflächen bedeutend geringer zu werden.

Nach Beendigung des Versuches wurde aus der zweiten Blatthälfte an genau derselben Stelle wie an der ersten eine gleiche

Fläche herausgeschnitten, unter denselben Bedingungen getrocknet, gewogen, und aus den erhaltenen Zahlen die Gewichtszunahme berechnet.

Bei kleineren Blättern wurde ein Verfahren beobachtet, das im großen und ganzen der von Stahl (17) angewendeten Methode entspricht. Die zu untersuchenden Blättchen wurden ebenfalls halbiert, weil es sich im Laufe der Vorversuche herausstellte, daß es auch bei Fiederblättern zu genaueren Resultaten führt, wenn man nicht entsprechende Fiederblättchen, sondern ihre Hälften zum Vergleiche heranzieht. Der Rand der Blatthälften wurde nötigenfalls glattgeschnitten, und diese selbst dann auf möglichst gleichmäßigem mattem Zelloidinpapier kopiert, indem Papier und Blatthälfte zwischen zwei beschwerte Glasplatten gelegt wurden. Die so erhaltenen Kopien wurden, ohne fixiert zu werden, sofort mit scharfer Scheere herausgeschnitten und in einem Dunkelschranke aufgehoben, um später bei 60° C. getrocknet und gewogen zu werden. Wenn man die Vorsicht beobachtet, das Blatt mit seiner morphologischen Oberseite auf das Zelloidinpapier zu legen, sodaß etwa hervorspringende Rippen das glatte Aufliegen nicht beeinträchtigen können, erhält man Kopien mit ganz scharf umschriebenen Rändern. Vorher war für eine bestimmte Fläche des Papiers das Durchschnittsgewicht bestimmt worden, indem aus verschiedenen Bogen des Paketes gleiche Flächen entnommen wurden; der größte bei Verwendung eines Brettchens von 40 qcm Größe mögliche Fehler, der der Ungleichheit des Papiers und dem Ausschneiden zuzuschreiben ist, beträgt dann 0,519 qcm. Aus jenem Durchschnittsgewicht und dem gefundenen Gewicht der Blattkopien ist dann leicht die Blattfläche zu berechnen. Es ist wohl kaum nötig hervorzuheben, daß nur Blätter mit möglichst gleichmäßig ausgebildeten Spreitenhälften Verwendung fanden.

Die Versuche wurden in der Mehrzahl der Fälle an Pflanzen vorgenommen, die möglichst gleich günstige Standorte einnahmen oder, soweit es möglich war, auf einem gemeinschaftlichen Versuchsbeet herangezogen worden waren. Daneben wurde noch eine große Reihe von Versuchen an abgeschnittenen Blättern in mit CO_2 angereicherter Luft angestellt; zur Beantwortung der Frage nach der Grenze der Anhäufungsfähigkeit von Kohlehydraten wurde fast ausschließlich diese Methode angewendet. Es fand dabei im letzten Sommer ein im Prinzip nach Angaben Kreuslers (6), aber etwas einfacher gebauter Apparat Verwendung. Die zu untersuchenden

Blätter wurden unter einem 0,80 m langen, unten 0,30 m, oben 0,10 m breiten und 0,35 m hohen Glaskasten gebracht, dessen vordere Scheibe zur Horizontalen einen Winkel von 60° bildete, um auf diese Weise zu verhüten, daß der Schatten der oberen, gegenüber der anderen, bedeutend schmaleren Leiste störend einwirkte. Die Blätter standen mit dem Blattstiel, der bis auf einen kleinen Rest entfernt wurde, in schmalen Zinkblechgefässen mit destilliertem Wasser. An der Hinterwand dieser Gefäße setzte ein Drahtrahmen, dessen Neigung zur Horizontalen gleich der der vorderen Kastenwand war, an; er wurde mit weißem Filtrierpapier überzogen, welches unten in das den ganzen Kasten abschließende Wasser tauchte, sodaß es andauernd feucht blieb. Die Blattflächen lagen dem Rahmen glatt auf, indem die Blattstiele durch ein Gummiband festgehalten wurden, das unter einer Anzahl an der hinteren inneren Gefäßwand festgelöteter Häkchen hinweglief, während das Spreitenende nötigenfalls noch durch eine dünne Gummischnur in der Ebene des Rahmens befestigt wurde. Um ein Umfallen des Kästchens zu verhüten, befand sich an der Außenseite der Vorderwand eine Bleiplatte.

Das 5—6% Kohlensäure enthaltende Luftgemisch wurde mit Hilfe einer Saugpumpe hereingesogen, durch eine Öffnung, die in der Mitte des oberen Randes der hinteren Kastenwand angebracht war; entfernt wurde es durch ein Rohr, welches in den beiden vorderen unteren Ecken des Kastens je eine Mündung hatte. Auf diese Weise sollte eine möglichst gleichmäßige Verteilung der Luft innerhalb des Kastens erreicht werden.

Zur Herstellung des Gasgemisches diente ein Glaskolben, der verdünnte Schwefelsäure enthielt und mit einem dreifach durchbohrten Gummistopfen verschlossen war. In der mittleren Durchbohrung war eine graduierte, 100 ccm fassende Tropfbürette angebracht, die mit einer Lösung chemisch reinen Kaliumkarbonats von bekanntem Prozentgehalt angefüllt war. Durch eine der anderen Öffnungen ragte ein Glasrohr bis in die Schwefelsäure, durch welches die atmosphärische Luft gesogen wurde, ein zweites mit einem Destillieraufsatz versehenes Rohr ragte nur bis in den oberen Teil des Kolbens, durch dieses und die anschließenden Schläuche gelangte das Luftgemisch in den Kasten.

Um die von der Pumpe geleistete Arbeit zu kontrollieren, wurde mit der Mündung des Rohres, durch welche die atmosphärische

Luft einströmte, ein genau nach den Angaben Kreuslers (6) angefertigter Respirator in Verbindung gebracht.

Zur Erhöhung der Gleichmäßigkeit des Luftstromes war zwischen Pumpe und Kasten noch eine 10 l fassende Flasche eingeschaltet, deren Öffnung nach dem Kasten hin durch einen Glashahn verstellbar war, dessen einseitig verlängerter Schenkel über einen mit Gradeinteilung versehenen Kreisabschnitt hinwegglitt.

Die Bedienung der Tropfbürette erforderte einige Aufmerksamkeit, da mit Abnahme des Inhaltes auch die Tropfenzahl sich in der Zeiteinheit verringerte, und der dadurch notwendig bedingte Fehler durch weiteres Hahnöffnen resp. Nachfüllen beseitigt werden mußte. Ebenso mußte von Zeit zu Zeit das in die Schwefelsäure ragende Glasrohr etwas gehoben werden, da durch die eintropfende Kaliumkarbonatlösung der dem Luftdurchtritt entgegengesetzte Widerstand vergrößert wurde; dieser Fehler fiel jedoch weniger ins Gewicht, da der Durchmesser des Kolbens ein sehr großer war.

Bei allen Kastenversuchen wurde eine 5—6% Kohlensäure enthaltende Luft verwendet, wobei jedoch der CO_2-Gehalt der Luft nicht mit in Rechnung gezogen wurde. Beim jedesmaligen Beginn eines Versuches, sowie nach jedem Öffnen des Kastens wurde der Luftstrom so geregelt, daß in 20 Minuten der 50 l fassende Kasten mit dem Luftgemisch angefüllt war, um darauf so verlangsamt zu werden, daß alle 4 Stunden eine vollkommene Erneuerung des Gasgemisches eintrat.

Das gleiche Verfahren wurde auch beobachtet, wenn bei Kontrollversuchen gewöhnliche atmosphärische Luft durch den Kasten gepumpt wurde.

Im Kasten befand sich außerdem ein Thermometer. Die Luftfeuchtigkeit zu messen, wurde nicht für nötig befunden, da wohl angenommen werden konnte, daß bei den getroffenen Vorkehrungen die Luft fast mit Wasserdampf gesättigt sein würde, wie es ja auch das stets eintretende Beschlagen der Scheiben bewies.

Der ganze Apparat war im Freien an ganz sonnigem Standort mit der Front nach Süden aufgestellt. An heißen Sonnentagen war es erforderlich, den Kasten mit doppelter, feucht gehaltener Gaze zu beschatten, um eine zu hohe Temperatursteigerung und ein Welken der Blätter zu verhüten. Die Angaben über Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Niederschlagsmenge verdanke ich der

Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. Knopf, der mir die Aufzeichnungen der hiesigen meteorologischen Station zur Verfügung stellte, und dem ich dafür an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte.

Die Vorversuche im S.-S. 1902 hatten gezeigt, daß zuweilen des Abends, besonders an sehr heißen Tagen, keine oder nur eine sehr geringe Zunahme an Kohlehydraten nachweisbar war, sodaß späterhin zur Beantwortung der Frage nach Schnelligkeit und Menge der Stärkespeicherung die Pflanzen nur wenige Stunden und zwar meist am Vormittage dem Sonnenlichte ausgesetzt wurden. Ein Verfahren, das, wie die Versuche zur Feststellung der in den einzelnen Tagesstunden produzierten Kohlehydratmengen ergab, auch nicht ganz den zu stellenden Anforderungen entsprach; leider war es damals aber nicht mehr möglich, mit allen Pflanzen, wie es erforderlich gewesen wäre, von zwei zu zwei Stunden Beobachtungen anzustellen.

III A. Versuche über Schnelligkeit und Höhe der Stärkespeicherung sowie ihre Größe innerhalb einzelner Tagesstunden.

I. Versuch am 23. April 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze, waren am 22. IV. 4 h p. m. verdunkelt worden und bei Beginn des Versuches bis auf die Schließzellen stärkefrei. Versuchsdauer von 9 h 30 a. m. bis 2 h 30 p. m. Temperatur: 7 h a. m. 6°, 2 h p. m. 21,7°, 9 h p. m. 12,3°. Maximum 21,8°, Minimum 4,6°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 79, 2 h p. m. 38, 9 h p. m. 65. Vormittags hell bewölkt mit zeitweisem Sonnenschein, nachmittags fast ununterbrochen Sonnenschein.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Tulipa	*a*	1. Hälfte	9^h 30	40 qcm	0,235 g	in 5 Std.
		2. „	2^h 30	40 „	0,248 g	3,250 g
Arum italicum	*a*	1. „	9^h 30	80 „	0,363 g	in 5 Std.
		2. „	2^h 30	80 „	0,395 g	4,000 g

Die mikroskopische Untersuchung ergab eine Zunahme der Stärke in den Schließzellen, im Assimilationsgewebe fehlte Stärke.

II. Versuch am 4. Mai 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze, waren am 3. Mai 5 h p. m. verdunkelt worden und bei Beginn des Versuches bis auf die Schließzellen stärkefrei. Versuchsdauer: 8 h 30 a. m. bis 11 h 30 a. m. Temperatur: 7 h a. m. 9,8°, 2 h p. m. 27,8°, 9 h p. m. 14,7°. Maximum 28,1°, Minimum 8,8°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 92, 2 h p. m. 23, 8 h p. m. 78. Gleichmäßiger Sonnenschein, vereinzelt dunklere Wolken.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Arum	*a*	1. Hälfte	8 h 30	60 qcm	0,242 g	in 3 Std.
italicum		2. „	11 h 30	60 „	0,266 g	4,333 g
Tulipa	*a*	1. „	8 h 30	45,58 „	0,248 g	in 3 Std.
		2. „	11 h 30	52,99 „	0,306 g	3,337 g
Colchicum	*a*	1. „	8 h 30	40 „	0,190 g	in 3 Std.
autumnale		2. „	11 h 30	40 „	0,195 g	1,250 g
Rumex	*a*	1. „	8 h 30	56 „	0,173 g	in 3 Std.
obtusifolius		2. „	11 h 30	56 „	0,197 g	4,286 g

Bei *Tulipa* geben die Zahlen 0,248 g und 0,306 g das Trockengewicht für 45,58 qcm resp. 52,99 qcm Blattfläche an. Aus diesen Zahlen ist das Gewicht eines Quadratmeters Blattfläche um 8 h 30 und um 11 h 30 berechnet worden, die sich ergebende Differenz von 3,337 g ergibt dann die Zunahme pro 1 qm Blattfläche in der Versuchszeit. In derselben Weise ist auch in allen folgenden Fällen die Zunahme pro 1 qm berechnet worden, wenn ungleiche Flächen zum Vergleich gelangten, wie es ja bei Verwendung ganzer Blatthälften nicht zu vermeiden war.

Versuch am 5. Mai 1903.

III. Versuch.

Die Blätter verblieben an den Pflanzen, waren am Tage zuvor verdunkelt worden und bei der Versuchsanstellung bis auf die Schließzellen stärkefrei. Versuchsdauer: 8 h 30 bis 2 h 30. In Zwischenräumen von 2 Stunden wurde immer eine Partie Blätter abgeschnitten. Temperatur: 7 h a. m. 12,7°, 2 h p. m. 18,2°, 9 h p. m 11°. Maximum 20°, Minimum 11°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 81, 2 h p. m. 63, 9 h p. m. 68. Vormittags bewölkt mit Sonnenschein, von 12 h ab stärkere Bewölkung.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. unters. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Alliaria officinalis	*a*	1. Hälfte	8 h 30	50,04 qcm	0,089 g	in 2 Std.
		2. "	10 h 30	50,12 "	0,094 g	0,970 g
"	*b*	1. "	8 h 30	43,82 "	0,080 g	in 4 Std.
		2. "	12 h 30	40,24 "	0,086 g	1,369 g
"	*c*	1. "	8 h 30	52,43 "	0,098 g	in 6 Std.
		2. "	2 h 30	55,30 "	0,120 g	3,008 g
Arum italicum	*a*	1. "	8 h 30	40 "	0,122 g	in 2 Std.
		2. "	10 h 30	40 "	0,132 g	2,500 g
"	*b*	1. "	8 h 30	40 "	0,128 g	in 4 Std.
		2. "	12 h 30	40 "	0,138 g	2,500 g
"	*c*	1. "	8 h 30	40 "	0,126 g	in 6 Std.
		2. "	2 h 30	40 "	0,136 g	2,500 g

IV. Versuch.

Im übrigen wie bei Versuch I behandelte Blätter wurden abgeschnitten und in dem eingangs beschriebenen Apparate einem 5—6 % CO_2 enthaltenden Luftstrom ausgesetzt. Versuchsdauer 10 h a. m. bis 4 h p. m. Die Temperatur im Kasten schwankte zwischen 25—28 ° C.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. unters. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Alliaria officinalis	*a*	1. Hälfte	10 h	79,52 qcm	0,113 g	in 2 Std.
		2. "	12 h	71,87 "	0,140 g	5,270 g
"	*b*	1. "	10 h	81,20 "	0,146 g	in 4 Std.
		2. "	2 h	79,52 "	0,194 g	6,416 g
"	*c*	1. "	10 h	82,31 "	0,127 g	in 6 Std.
		2. "	4 h	51 "	0,134 g	10,845 g
Arum italicum	*a*	1. "	10 h	40 "	0,148 g	in 2 Std.
		2. "	12 h	40 "	0,166 g	4,500 g
"	*b*	1. "	10 h	32 "	0,087 g	in 4 Std.
		2. "	2 h	32 "	0,114 g	8,438 g
"	*c*	1. "	10 h	40 "	0,114 g	in 6 Std.
		2. "	4 h	40 "	0,158 g	11,000 g

Arum zeigte trotz der hohen Zunahme keine Stärke im Mesophyll.

V. Versuch am 7. Mai 1903.

Kontrollversuch im Kasten. Die Blätter waren am Tage zuvor verdunkelt worden und beim Versuchsbeginn stärkefrei. Versuchsdauer von 9 h 30 a. m. bis 3 h 30 p. m. Alle 2 Stunden wurde eine Serie Blätter dem Kasten entnommen. Außentempe-

ratur: 7 h a. m. 10,7°, 2 h p. m. 15,7°, 9 h p. m. 10,1°. Maximum 17,8°, Minimum 8,5°. Im Kasten 20—25° C. Hell bewölkt, zuweilen Sonne, von 1 h bis 1 h 30 Regen, dann wieder wie vorher.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Alliaria	*a*	1. Hälfte	9 h 30	80,08 qcm	0,107 g	in 2 Std.
officinalis		2. "	11 h 30	85,98 "	0,125 g	1,177 g
"	*b*	1. "	9 h 30	81,04 "	0,103 g	in 4 Std.
		2. "	1 h 30	79,52 "	0,124 g	2,883 g
"	*c*	1. "	9 h 30	66,30 "	0,094 g	in 6 Std.
		2. "	3 h 30	61,59 "	0,117 g	4,819 g
Arum	*a*	1. "	9 h 30	16 "	0,054 g	in 2 Std.
italicum		2. "	11 h 30	16 "	0,061 g	4,375 g
"	*b*	1. "	9 h 30	40 "		
		2. "	1 h 30	40 "		
"	*c*	1. "	9 h 30	32 "	0,101 g	in 6 Std.
		2. "	3 h 30	32 "	0,115 g	4,375 g

Bei *Alliaria* waren bei jedem Versuch mehrere Blätter verwendet worden.

Versuch am 12. Mai 1903. VI. Versuch.

Die Blätter verblieben an der Pflanze; sie waren am 10. Mai verdunkelt und beim Versuchsbeginn bis auf die Schließzellen stärkefrei. Versuchsdauer 8 h a. m. bis 2 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 8,5°, 2 h p. m. 18,7°, 9 h p. m. 10°. Maximum 18,8°, Minimum 4,8°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 80, 2 h p. m. 43, 9 h p. m. 86. Sonnenschein bei etwas bewölktem Himmel, zwischen 12 h und 1 h durch etwas Regen unterbrochen.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Rumex	*a*	1. Hälfte	8 h	150 qcm	0,395 g	
obtusifolius		2. "	10 h	150 "	0,394 g	
"	*b*	1. "	8 h	100 "	0,231 g	in 4 Std.
		2. "	12 h	100 "	0,250 g	1,900 g
"	*c*	1. "	8 h	150 "	0,351 g	in 6 Std.
		2. "	2 h	150 "	0,371 g	1,667 g
Colchicum	*a*	1. "	8 h	32 "	0,110 g	in 2 Std.
autumnale		2. "	10 h	32 "	0,126 g	5,000 g
"	*b*	1. "	8 h	40 "	0,144 g	in 4 Std.
		2. "	12 h	40 "	0,165 g	5,250 g
"	*c*	1. "	8 h	36 "	0,128 g	in 6 Std.
		2. "	2 h	36 "	0,148 g	5,556

Das Ausbleiben der Assimilation bei *Rumex* in den ersten 2 Stunden der Beleuchtung ist vielleicht auf eine Schädigung des Chlorophyllapparates infolge der langen Verdunklung zurückzuführen.

VII. Versuch.

Die Blätter waren am 11. Mai verdunkelt worden. Sie wurden der kohlensäurereichen Atmosphäre ebenfalls 6 Stunden ausgesetzt. Temperatur im Kasten 20–26°. Sowohl Vor- als auch Nachmittag mußte der Kasten zeitweise beschattet werden. Versuchsdauer 9 h. a. m. bis 3 h. p. m.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Rumex	*a*	1. Hälfte	9 h	40 qcm	0,133 g	in 2 Std.
obtusifolius		2. "	11 h	40 "	0,165 g	6,750 g
"	*b*	1. "	9 h	80 "	0,266 g	in 4 Std.
		2. "	1 h	80 "	0,343 g	9,625 g
"	*c*	1. "	9 h	60 "	0,199 g	in 6 Std.
		2. "	3 h	60 "	0,289 g	15,000 g
Colchicum	*a*	1. "	9 h	40 "	0,165 g	in 2 Std.
autumnale		2. "	11 h	40 "	0,180 g	3,750 g
"	*b*	1. "	9 h	40 "	0,143 g	in 4 Std.
		2. "	1 h	40 "	0,176 g	8,250 g
"	*c*	1. "	9 h	32 "	0,111 g	in 6 Std.
		2. "	3 h	32 "	0,141 g	9,325 g

VIII. Versuch am 19. Mai 1903.

Kontrollversuch im Kasten. Die Blätter waren am 18. Mai verdunkelt worden und beim Versuchsbeginn bis auf die Schließzellen stärkefrei. Versuchsdauer: 7 h 30 a. m. bis 1 h 30 p. m. Temperatur: 7 h a. m. 6,2°, 2 h p. m. 13°, 9 h p. m. 4,4°. Maximum 13,4°, Minimum 4,3°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 83, 2 h p. m. 42, 9 h p. m. 88. Temperatur im Kasten bis 11 h + 20°, steigt dann bis + 24°. Früh Sonnenschein, dann hell bewölkt.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Colchicum autumnale	*a*	1. Hälfte	7 h 30	32 qcm	0,152 g	in 2 Std.
		2. "	9 h 30	32 "	0,156 g	1,250 g
"	*b*	1. "	7 h 30	32 "	0,157 g	in 4 Std.
		2. "	11 h 30	32 "	0,167 g	3,125 g
"	*c*	1. "	7 h 30	32 "	0,133 g	in 6 Std.
		2. "	1 h 30	32 "	0,159 g	5,000 g
Rumex obtusifolius	*a*	1. "	7 h 30	60 "	0,183 g	in 2 Std.
		2. "	9 h 30	60 "	0,192 g	1,500 g
"	*b*	1. "	7 h 30	40 "	0,075 g	in 4 Std.
		2. "	11 h 30	40 "	0,089 g	3,500 g
"	*c*	1. "	7 h 30	75 "	0,189 g	in 6 Std.
		2. "	1 h 30	75 "	0,213 g	3,200 g

IX. Versuch.

Die Blätter verblieben an der Pflanze, vorherige Behandlung wie bei Versuch I. Versuchsdauer: 8 h a. m. bis 2 h p. m.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Colchicum autumnale	*a*	1. Hälfte	8 h	40 qcm	0,169 g	in 4 Std.
		2. "	12 h	40 "	0,181 g	3,000 g
Rumex obtusifolius	*a*	1. "	8 h	72 "	0,232 g	in 2 Std.
		2. "	10 h	72 "	0,236 g	0,556 g
"	*b*	1. "	8 h	40 "	0,124 g	in 4 Std.
		2. "	12 h	40 "	0,139 g	3,750 g
"	*c*	1. "	8 h	40 "	0,132 g	in 6 Std.
		2. "	2 h	40 "	0,141 g	2,250 g

Versuch am 22. Mai 1903.

X. Versuch.

Die Blätter an der Pflanze waren am 21. Mai verdunkelt worden und bis auf die Spaltöffnungen stärkefrei. Versuchsdauer: 9 h a. m. bis 3 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 9,7°, 2 h p. m. 23,4°, 9 h p. m. 12,9°. Maximum 24°, Minimum 5,8°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 62, 2 h p. m. 37, 9 h p. m. 80. Ununterbrochener Sonnenschein bei klarem Himmel.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Rumex obtusifolius	a	1. Hälfte	9 h	40 qcm	0,120 g	in 2 Std.
		2. „	11 h	40 „	0,134 g	3,500 g
„	b	1. „	9 h	40 „	0,120 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	40 „	0,127 g	1,550 g
„	c	1. „	9 h	40 „	0,122 g	in 6 Std.
		2. „	3 h	40 „	0,126 g	1,000 g
Cypriped. calceolus	a	1. „	9 h	41,43 „	0,115 g	in 2 Std.
		2. „	11 h	37,61 „	0,133 g	7,605 g
„	b	1. „	9 h	34,58 „	0,098 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	35,86 „	0,128 g	7,353 g
„	c	1. „	9 h	33,36 „	0,106 g	in 6 Std.
		2. „	3 h	32,75 „	0,119 g	4,562 g

XI. Versuch.

Gleichbehandelte Blätter wie bei Versuch I wurden in den Apparat gebracht. Versuchsdauer: 9 h a. m. bis 3 h p. m. Temperatur im Kasten 25—28° C. Zeitweise mußte mit feuchter Gaze beschattet werden.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Rumex obtusifolius	a	1. Hälfte	9 h	40 qcm	0,134 g	in 2 Std.
		2. „	11 h	40 „	0,151 g	4,250 g
„	b	1. „	9 h	60 „	0,182 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	60 „	0,256 g	12,333 g
„	c	1. „	9 h	60 „	0,174 g	in 6 Std.
		2. „	3 h	60 „	0,279 g	17,166 g
Cypriped. calceolus	a	1. „	9 h	53,87 „	0,139 g	in 2 Std.
		2. „	11 h	54,18 „	0,174 g	6,313 g
„	b	1. „	9 h	44,94 „	0,110 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	45,42 „	0,133 g	4,805 g
„	c	1. „	9 h	41,36 „	0,113 g	in 6 Std.
		2. „	3 h	43,19 „	0,155 g	8,104 g

XII. Versuch am 25. Mai 1903.

Die Blätter wurden im Apparate der CO_2-reichen Luft ausgesetzt, sie waren am Tage zuvor verdunkelt und hatten beim Versuchsbeginne nur Stärke in den Schließzellen, *Listera* auch hier sehr wenig. Bei *Allium* wurden mittels scharfen Messers die Blätter

der Länge nach geteilt. Die eine Hälfte wurde sofort mit Zelloidinpapier kopiert und getrocknet, die andere Hälfte mit der nicht halbierten Basis in die Zinkgefäße gestellt. Ein Aufrollen des Blattes wurde durch eine dünne, über das obere Ende gespannte Gummischnur verhindert. Versuchsdauer: 9 h a. m. bis 3 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 10,2°, 2 h p. m. 20,6°, 9 h p. m. 15,6°. Maximum 22,1°, Minimum 7,2°. Im Kasten 22—28°. Er wurde von 11 h ab beschattet. Hell bewölkt, später fast ununterbrochen Sonnenschein.

Pflanze		Blatt	Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Verbascum	*a*	1. Hälfte	9 h	40 qcm	0,176 g	in 2 Std.
nigrum		2. „	11 h	40 „	0,200 g	6,000 g
„	*b*	1. „	9 h	40 „	0,159 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	40 „	0,190 g	7,750 g
„	*c*	1. „	9 h	40 „	0,185 g	in 6 Std.
		2. „	3 h	40 „	0,235 g	12,500 g
Allium Cepa	*a*	1. „	9 h	28,84 „	0,116 g	in 2 Std.
		2. „	11 h	29,72 „	0,128 g	2,847 g
„	*b*	1. „	9 h	29,64 „	0,118 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	30,68 „	0,141 g	6,147 g
„	*c*	1. „	9 h	33,94 „	0,135 g	
		2. „	3 h	—	—	
Listera ovata	*a*	1. „	9 h	24,38 „	0,094 g	in 2 Std.
		2. „	11 h	24,46 „	0,099 g	1,918 g
„	*b*	1. „	9 h	25,26 „	0,098 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	24,62 „	0,112 g	6,694 g
„	*c*	1. „	9 h	27,81 „	0,093 g	in 6 Std.
		2. „	3 h	27,65 „	0,114 g	7,788 g

Das *Allium*-Blatt von 3 h p. m. war an der Spitze etwas welk geworden; mußte daher ausgeschieden werden.

XIII. Versuch am 26. Mai 1903.

Kontrollversuch im Kasten. Die Blätter waren wie gewöhnlich behandelt worden. Versuchsdauer von 9 h a. m. bis 3 h p. m. Außentemperatur: 7 h a. m. 12,2°, 2 h p. m. 16,8°, 9 h p. m. 10,4°. Maximum 17,8°. Minimum 7°. Im Kasten 20—24°. Früh hell bewölkt, von 11 h 30 ab dunkle Wolken und Regen, von 12 h ab wieder heller und von 2 h zuweilen Sonnenschein.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Rumex obtusifolius	*a*	1. Hälfte	9 h	60 qcm	0,170 g	in 2 Std.
		2. "	11 h	60 "	0,181 g	1,833 g
"	*b*	1. "	9 h	75 "	0,232 g	in 4 Std.
		2. "	1 h	75 "	0,243 g	1,467 g
"	*c*	1. "	9 h	75 "	0,206 g	in 6 Std.
		2. "	3 h	75 "	0,225 g	2,533 g
Allium Cepa	*a*	1. "	9 h	45,26 "	0,154 g	in 2 Std.
		2. "	11 h	43,98 "	0,161 g	2,581 g
"	*b*	1. "	9 h	44,07 "	0,152 g	in 4 Std.
		2. "	1 h	50,12 "	0,191 g	3,617 g
"	*c*	1. "	9 h	41,67 "	0,176 g	in 6 Std.
		2. "	3 h	44,86 "	0,206 g	3,684 g

Versuch am 28. Mai 1903.

Von nun an wurden fast ausschließlich alle Versuche von früh 8 h bis Nachmittags 6 h resp. 7 h angestellt und alle zwei Stunden eine Partie Blätter hereingeholt, sodaß diese Versuche auch hauptsächlich zur Beantwortung der Frage 2, betreffend die Assimilationsgröße in den einzelnen Tagesstunden, in Betracht zu ziehen sein werden.

XIV. Versuch.

Die Blätter verblieben an der Pflanze; sie waren am Tage zuvor verdunkelt worden und bis auf die Schließzellen stärkefrei. Versuchsdauer: 8 h a. m. bis 7 h p. m. Außentemperatur: 7 h a. m. 14°, 2 h p. m. 25,4°, 9 h p. m. 16,7°. Maximum 25,6°, Minimum 8,8°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 81, 2 h p. m. 41, 9 h p. m. 66. Bis 10 h 30 Sonnenschein, dann bis 3 h etwas bewölkt, von 3 h ab wieder ununterbrochen Sonnenschein.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Rumex obtusifolius	*a*	1. Hälfte	8 h	75 qcm	0,219 g	in 2 Std.	0,800 g
		2. "	10 h	75 "	0,225 g	0,800 g	
"	*b*	1. "	8 h	75 "	0,202 g	in 4 Std.	2,667 g
		2. "	12 h	75 "	0,228 g	3,467 g	
"	*c*	1. "	8 h	75 "	0,201 g	in 6 Std.	3,600 g
		2. "	2 h	75 "	0,254 g	7,067 g	

(Fortsetzung der Tabelle.)

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Rumex obtusifolius	*d*	1. Hälfte	8 h	75 qcm	0,209 g	in 8 Std.	— 2,543 g
		2. "	4 h	75 "	0,243 g	4,533 g	
"	*e*	1. "	8 h	75 "	0,190 g	in 10 Std.	— 1,866 g
		2. "	6 h	75 "	0,210 g	2,667 g	
"	*f*	1. "	8 h	75 "	0,193 g	in 11 Std.	0,933 g
		2. "	7 h	75 "	0,220 g	3,600 g	
Arum italicum	*a*	1. "	8 h	40 "	0,141 g	in 2 Std.	5,000 g
		2. "	10 h	40 "	0,160 g	5,000 g	
"	*b*	1. "	8 h	40 "	0,155 g	in 4 Std.	— 1,000 g
		2. "	12 h	40 "	0,171 g	4,000 g	
"	*c*	1. "	8 h	40 "	0,157 g	in 6 Std.	— 0,500 g
		2. "	2 h	40 "	0,171 g	3,500 g	
"	*d*	1. "	8 h	40 "	0,164 g	in 8 Std.	2,000 g
		2. "	4 h	40 "	0,186 g	5,500 g	
"	*e*	1. "	8 h	40 "	0,193 g	in 10 Std.	1,500 g
		2. "	6 h	40 "	0,209 g	4,000 g	
"	*f*	1. "	8 h	40 "	0,191 g	in 11 Std.	— 0,250 g
		2. "	7 h	40 "	0,206 g	3,750 g	

XV. Versuch.

Die Blätter kamen in den Assimilationsapparat. Sie waren in der bisher angegebenen Weise behandelt worden und bis auf die Schließzellen beim Versuchsbeginn stärkefrei. Versuchsseit: 9 h a. m. bis 3 h p. m. Temperatur im Kasten 25—28°. Der Kasten mußte zeitweise beschattet werden.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Rumex obtusifolius	*a*	1. Hälfte	9 h	60 qcm	0,143 g	in 2 Std.
		2. "	11 h	60 "	0,177 g	5,667 g
"	*b*	1. "	9 h	60 "	0,168 g	in 6 Std.
		2. "	3 h	60 "	0,250 g	13,667 g
Allium Cepa	*a*	1. "	9 h	33,83 "	0,103 g	in 2 Std.
		2. "	11 h	33,39 "	0,113 g	3,396 g
"	*b*	1. "	9 h	39,28 "	0,129 g	in 4 Std.
		2. "	1 h	37,05 "	0,151 g	7,915 g
"	*c*	1. "	9 h	36,18 "	0,100 g	in 6 Std.
		2. "	3 h	35,30 "	0,142 g	12,588 g

XVI. Versuch am 9. Juni 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze. Sie waren am 8. Juni verdunkelt worden und bis auf die Schließzellen stärkefrei. Bei *Allium* wurde das röhrige Blatt an zwei einander gegenüberliegenden Stellen der Länge nach aufgeschlitzt, derart, daß ein Stück der Basis und die Spitze des Blattes unversehrt blieben. Nun wurde mittels zweier zur ersteren senkrechten Schnitte die eine Hälfte der Blattröhre zwischen Spitze und Basis bei Beginn des Versuches herausgeschnitten, die andere dem Lichte exponiert. Der obere, nicht zum Versuche benutzte Teil war an einem Stäbchen festgebunden, sodaß ein Umfallen des Blattes verhütet wurde. Zugleich wurde durch den oben stehenbleibenden Teil ein Eintrocknen des für den Versuch bestimmten Blattteiles erschwert. Versuchsdauer: 9 h a. m. bis 1 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 11,5°, 2 h p. m. 23,2°, 9 h p. m. 15,6°. Maximum 24°, Minimum 8,2°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h. a. m. 77, 2 h. p. m. 32, 9 h. p. m. 79. Sonnenschein mit hellen Wolken am Himmel.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Verbascum nigrum	*a*	1. Hälfte	9 h	60 qcm	0,214 g	in 2 Std.
		2. „	11 h	60 „	0,233 g	3,167 g
„	*b*	1. „	9 h	60 „	0,258 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	60 „	0,290 g	5,333 g
Allium Cepa	*a*	1. „	9 h	34,10 „	0,132 g	in 2 Std.
		2. „	11 h	27,65 „	0,126 g	6,859 g
„	*b*	1. „	9 h	27,41 „	0,098 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	26,22 „	0,111 g	6,581 g

XVII. Versuch am 12. Juni 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze[1]). Versuchsdauer: 8 h a. m. bis 4 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 13,8°, 2 h p. m. 21,8°, 9 h p. m. 15,4°. Maximum 22,3°, Minimum 9,2°. Luftfeuchtigkeit: 7 h a. m. 91, 2 h p. m. 57, 9 h p. m. 77. Früh dunkle Wolken, die nur selten die Sonne durchblicken lassen, von 9 h ab etwas heller und häufiger Sonnenschein.

1) Wenn nichts anderes bemerkt ist, so waren die Blätter immer am Tage zuvor verdunkelt worden und bei Beginn des Versuches bis auf die Schließzellen stärkefrei.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Verbascum nigrum	*a*	1. Hälfte	8 h	75 qcm	0,316 g	in 2 Std.
		2. „	10 h	75 „	0,339 g	3,067 g
„	*b*	1. „	8 h	60 „	0,219 g	in 4 Std.
		2. „	12 h	60 „	0,239 g	3,333 g
„	*c*	1. „	8 h	60 „	0,209 g	in 6 Std.
		2. „	2 h	60 „	0,244 g	5,833 g
„	*d*	1. „	8 h	60 „	0,204 g	in 8 Std. 3,333 g
		2. „	4 h	60,00 „	0,224 g	
Allium Cepa Stengel	*a*	1. „	8 h	40,24 „	0,252 g	in 2 Std.
		2. „	10 h	38,33 „	0,265 g	6,512 g
„	*b*	1. „	8 h	51,71 „	0,337 g	in 4 Std.
		2. „	12 h	51,32 „	0,372 g	7,314 g
„	*c*	1. „	8 h	44,62 „	0,353 g	in 6 Std.
		2. „	2 h	40,48 „	0,347 g	6,611 g
Allium Cepa Blatt	*a*	1. „	8 h	30,76 „	0,091 g	in 2 Std.
		2. „	10 h	27,25 „	0,092 g	4,178 g
„	*b*	1. „	8 h	26,29 „	0,083 g	in 4 Std.
		2. „	12 h	23,04 „	0,089 g	7,058 g
„	*c*	1. „	8 h	35,30 „	0,116 g	in 6 Std.
		2. „	2 h	29,00 „	0,109 g	4,725 g

Allium-Blatt um 2 h p. m. war etwas angewelkt, daraus vielleicht die etwas größere Abnahme erklärlich.

XVIII. Versuch am 16. Juni 1903.

Die Blätter wurden in den Apparat gebracht. Versuchsdauer: 8 h 30 a. m. bis 2 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 8,6°, 2 h p. m. 15,4°, 9 h p. m. 10,6°. Maximum 18,7°, Minimum 5,3°. Im Kasten 25—28° C. Dunkel bis hell bewölkt, nur zuweilen etwas Sonnenschein. *Gentiana* enthielt nach dem Versuch im Mesophyll auch ziemlich viel Stärke.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Verbascum nigrum	*a*	1. Hälfte	8 h 30	60 qcm	0,216 g	in 2 Std.
		2. „	10 h 30	60 „	0,246 g	5,000 g
„	*b*	1. „	8 h 30	60 „	0,243 g	in 4 Std.
		2. „	12 h 30	60 „	0,300 g	9,500 g
„	*c*	1. „	8 h 30	60 „	0,308 g	in 6 Std.
		2. „	2 h	60 „	0,369 g	10,167 g

(Fortsetzung der Tabelle.)

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Gentiana	*a*	1. Hälfte	8 h 30	40 qcm	0,167 g	in 2 Std.
purp.		2. „	10 h 30	40 „	0,181 g	3,500 g
„	*b*	1. „	8 h 30	40 „	0,188 g	in 4 Std.
		2. „	12 h 30	40 „	0,221 g	8,250 g
„	*c*	1. „	8 h 30	40 „	0,161 g	in 6 Std.
		2. „	2 h	40 „	0,200 g	9,750 g

XIX. Versuch am 19. Juni 1903.

Kontrollversuch im Apparate. Versuchszeit: 9 h a. m. bis 3 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 11,8°, 2 h p. m. 25,5°, 9 h p. m. 18,4°. Maximum 26°, Minimum 7,8°. Im Kasten ziemlich konstant 28°. Heller Himmel und Sonnenschein, von 2 h ab bewölkt.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Verbascum	*a*	1. Hälfte	9 h	60 qcm	0,220 g	in 2 Std.
nigrum		2. „	11 h	60 „	0,240 g	3,333 g
„	*b*	1. „	9 h	60 „	0,190 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	60 „	0,225 g	5,833 g
„	*c*	1. „	9 h	60 „	0,239 g	in 6 Std.
		2. „	3 h	60 „	0,267 g	4,667 g
Gentiana	*a*	1. „	9 h	40 „	0,181 g	in 2 Std.
purp.		2. „	11 h	40 „	0,188 g	1,750 g
„	*b*	1. „	9 h	40 „	0,181 g	in 4 Std.
		2. „	1 h	40 „	0,189 g	2,000 g
„	*c*	1. „	9 h	40 „	0,200 g	in 6 Std.
		2. „	3 h	40 „	0,210 g	2,500 g

XX. Versuch am 24. Juni 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze. Versuchsdauer: 8 h a. m. bis 7 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 8,6°, 2 h p. m. 21,3°, 9 h p. m. 14,9°. Maximum 22,4°, Minimum 3,6°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 79, 2 h p. m. 42, 9 h p. m. 58. Bis 10 h Sonnenschein, von 10 h ab teilweise bewölkt.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Nymphaea spec.	*a*	1. Hälfte	8 h	90 qcm	0,552 g	in 2 Std.	4,889 g
		2. „	10 h	90 „	0,596 g	4,889 g	
„	*b*	1. „	8 h	90 „	0,530 g	in 4 Std.	0,000 g
		2. „	12 h	90 „	0,574 g	4,889 g	
„	*c*	1. „	8 h	90 „	0,553 g	—	—
		2. „	2 h	90 „	—		
„	*d*	1. „	8 h	90 „	0,559 g	in 8 Std.	0,444 g
		2. „	4 h	90 „	0,607 g	5,333 g	
„	*e*	1. „	8 h	90 „	0,531 g	in 10 Std.	2,111 g
		2. „	6 h	90 „	0,598 g	7,444 g	
„	*f*	1. „	8 h	90 „	0,550 g	in 11 Std.	— 1,333 g
		2. „	7 h	90 „	0,605 g	6,111 g	
Rumex obtusifolius	*a*	1. „	8 h	40 „	0,100 g	in 2 Std.	2,250 g
		2. „	10 h	40 „	0,109 g	2,250 g	
„	*b*	1. „	8 h	40 „	0,119 g	in 4 Std.	0,250 g
		2. „	12 h	40 „	0,129 g	2,500 g	
„	*c*	1. „	8 h	40 „	0,109 g	in 6 Std.	0,250 g
		2. „	2 h	40 „	0,120 g	2,750 g	
„	*d*	1. „	8 h	40 „	0,120 g	in 8 Std.	2,000 g
		2. „	4 h	40 „	0,139 g	4,750 g	
„	*e*	1. „	8 h	40 „	0,132 g	in 10 Std.	— 2,250 g
		2. „	6 h	40 „	0,142 g	2,500 g	
„	*f*	1. „	8 h	40 „	0,118 g	in 11 Std.	— 0,750 g
		2. „	7 h	40 „	0,125 g	1,750 g	

Nymphaea wurde bei der Jodprobe schon nach vier Stunden ganz schwarz.

XXI. Versuch am 29. Juni 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze. Versuchsdauer: 8 h a. m. bis 6 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 13,7°, 2 h p. m. 29,4°, 9 h p. m. 23,4°. Maximum 31,2°, Minimum 7°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 66, 2 h p. m. 30, 9 h p. m. 90. Heller Sonnenschein.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Nymphaea spec.	*a*	1. Hälfte	8 h	90 qcm	0,546 g	in 2 Std.	3,222 g
		2. „	10 h	90 „	0,575 g	3,222 g	

(Fortsetzung der Tabelle.)

Pflanze	Blatt		Zeit der Unter-suchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trocken-substanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Nymphaea spec.	*b*	1. Hälfte	8 h	90 qcm	0,533 g	in 4 Std.	4,556 g
		2. „	12 h	90 „	0,603 g	7,778 g	
„	*c*	1. „	8 h	90 „	0,530 g	in 6 Std.	2,555 g
		2. „	2 h	90 „	0,623 g	10,333 g	
„	*d*	1. „	8 h	90 „	0,552 g	in 8 Std.	0,334 g
		2. „	4 h	90 „	0,648 g	10,667 g	
„	*e*	1. „	8 h	90 „	0,574 g	in 10 Std.	2,889 g
		2. „	6 h	90 „	0,696 g	13,556 g	
Verbascum nigrum	*a*	1. „	8 h	60 „	0,255 g	in 2 Std.	1,167 g
		2. „	10 h	60 „	0,262 g	1,167 g	
„	*b*	1. „	8 h	60 „	0,261 g	in 4 Std.	4,500 g
		2. „	12 h	60 „	0,295 g	5,667 g	
„	*c*	1. „	8 h	60 „	0,270 g	in 6 Std.	— 1,334 g
		2. „	2 h	60 „	0,296 g	4,333 g	
„	*d*	1. „	8 h	60 „	0,258 g	in 8 Std.	— 1,666 g
		2. „	4 h	60 „	0,279 g	2,667 g	
„	*e*	1. „	8 h	60 „	0,270 g	in 10 Std.	0,333 g
		2. „	6 h	60 „	0,288 g	3,000 g	

XXII. Versuch am 3. Juli 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze. Versuchsdauer: 8 h a. m. bis 6 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 18,9°, 2 h p. m. 32,4°, 9 h p. m. 18,6°. Maximum 32,8°, Minimum 10,6°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 63, 2 h p. m. 33, 9 h p. m. 93. Vormittags klarer Himmel, Sonnenschein, nachmittags wenige Wolken am Himmel.

Pflanze	Blatt		Zeit der Unter-suchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trocken-substanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Canna indica	*a*	1. Hälfte	8 h	40 qcm	0,158 g	in 2 Std.	3,000 g
		2. „	10 h	40 „	0,178 g	5,000 g	
„	*b*	1. „	8 h	40 „	0,164 g	in 4 Std.	2,500 g
		2. „	12 h	40 „	0,194 g	7,500 g	
„	*c*	1. „	8 h	40 „	0,160 g	in 6 Std.	0,000 g
		2. „	2 h	40 „	0,191 g	7,750 g	

(Fortsetzung der Tabelle.)

Pflanze	Blatt		Zeit der Unter-suchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trocken-substanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Canna indica	*d*	1. Hälfte	8 h	40 qcm	0,160 g	in 8 Std.	— 2,000 g
		2. "	4 h	40 "	0,183 g	5,750 g	
"	*e*	1. "	8 h	40 "	1,230 g	—	—
		2. "	6 h	40 "	—		
Petasites offic.	*a*	1. "	8 h	40 "	0,148 g	in 2 Std.	1,000 g
		2. "	10 h	40 "	0,152 g	1,000 g	
"	*b*	1. "	8 h	60 "	0,217 g	in 4 Std.	1,333 g
		2. "	12 h	60 "	0,231 g	2,333 g	
"	*c*	1. "	8 h	75 "	0,283 g	in 6 Std.	1,400 g
		2. "	2 h	75 "	0,311 g	3,733 g	
"	*d*	1. "	8 h	75 "	0,269 g	in 8 Std.	— 0,133 g
		2. "	4 h	75 "	0,296 g	3,600 g	
"	*e*	1. "	8 h	90 "	0,317 g	in 10 Std.	— 2,156 g
		2. "	6 h	90 "	0,330 g	1,444 g	

XXIII. Versuch am 8. Juli 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze. Versuchsdauer: 8 h a. m. bis 6 h p. m. Außentemperatur: 7 h a. m. 11,2⁰, 2 h p. m. 17,5⁰, 9 h p. m. 13,4⁰. Maximum 18,8⁰, Minimum 9,5⁰. Luftfeuchtigkeit: 7 h a. m. 84, 2 h p. m. 66, 9 h p. m. 77. Früh bedeckt, von 9 h ab etwas heller, nachmittags zuweilen Sonne. Verschiedene Mal am Tage kurze Zeit feiner Regen. Auch an den Tagen vorher hatte es geregnet, sodaß man annehmen konnte, die Pflanzen würden, zumal bei der bedeutenden Luftfeuchtigkeit. keinen Wassermangel leiden.

Pflanze	Blatt		Zeit der Unter-suchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trocken-substanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Petasites offic.	*a*	1. Hälfte	8 h	2 × 40 qcm	0,298 g	in 2 Std.	1,000 g
		2. "	10 h	2 × 40 "	0,306 g	1,000 g	
"	*b*	1. "	8 h	60 qcm	0,217 g	in 4 Std.	5,333 g
		2. "	12 h	60 "	0,255 g	6,333 g	
"	*c*	1. "	8 h	90 "	0,308 g	in 6 Std.	3,111 g
		2. "	2 h	90 "	0,313 g	9,444 g	
"	*d*	1. "	8 h	90 "	0,318 g	in 8 Std.	0,667 g
		2. "	4 h	90 "	0,409 g	10,111 g	
"	*e*	1. "	8 h	60 "	0,231 g	in 10 Std.	— 2,111 g
		2. "	6 h	60 "	0,279 g	8,000 g	

Die geringe Zunahme innerhalb der ersten zwei Stunden ist vielleicht durch den Vergleich zweier Flächen bedingt, wodurch die Fehler sich summieren können.

XXIV. Versuch am 10. Juli 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze. Versuchsdauer: 8 h a. m. bis 6 h p. m. Temperatur: 7 h a. m. 13,3°, 2 h p. m. 19,1°, 9 h p. m. 17,2°. Maximum 21,6°, Minimum 11,8°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 92, 2 h p. m. 55, 9 h p. m. 95. Vormittags feiner Regen, unterbrochen durch hellere Bewölkung mit wenig Sonnenschein. Von 2 h p. m. ab andauernd hell bewölkt, häufiger Sonnenschein.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Rumex alpestr.	*a*	1. Hälfte	8 h	75 qcm	0,323 g	in 2 Std.	2,956 g
		2. "	10 h	75 "	0,345 g	2,956 g	
"	*b*	1. "	8 h	75 "	0,343 g	in 4 Std.	1,577 g
		2. "	12 h	75 "	0,377 g	4,533 g	
"	*c*	1. "	8 h	75 "	0,334 g	in 6 Std.	1,867 g
		2. "	2 h	75 "	0,382 g	6,400 g	
"	*d*	1. "	8 h	75 "	0,313 g	in 8 Std.	0,400 g
		2. "	4 h	75 "	0,364 g	6,800 g	
"	*e*	1. "	8 h	75 "	0,416 g	in 10 Std.	1,067 g
		2. "	6 h	75 "	0,475 g	7,867 g	

XXV. Versuch am 14. Juli 1903.

Die Blätter verblieben an den Pflanzen. Sie waren am 12. Juli verdunkelt worden. Am 13. Juli Regenwetter. Versuchsdauer: 8 h a. m. bis 6 h 30 p. m. Temperatur: 7 h a. m. 12,2°, 2 h p. m. 18,4°, 9 h p. m. 10,8°. Maximum 19,3°, Minimum 8,5°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 75, 2 h p. m. 67, 9 h p. m. 87. Himmel bewölkt, zuweilen kürzere Zeit Sonnenschein.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Musa Ensete	*a*	1. Hälfte	8 h	60 qcm	0,211 g	in 2 Std.	0,500 g
		2. "	10 h	60 "	0,214 g	0,500 g	

(Fortsetzung der Tabelle.)

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Musa Ensete	*b*	1. Hälfte	8 h	60 qcm	0,217 g	in 4 Std.	3,333 g
		2. "	12 h	60 "	0,240 g	3,833 g	
"	*c*	1. "	8 h	60 "	0,216 g	in 6 Std.	2,667 g
		2. "	2 h	60 "	0,255 g	6,500 g	
"	*d*	1. "	8 h	60 "	0,209 g	in 8 Std.	0,667 g
		2. "	4 h	60 "	0,252 g	7,167 g	
"	*e*	1. "	8 h	60 "	0,186 g	in 10 Std.	— 3,167 g
		2. "	6 h	60 "	0,210 g	4,000 g	
Nicotiana tabacum	*a*	1. "	8 h	90 "	0,202 g	in 2 Std.	1,111 g
		2. "	10 h	90 "	0,212 g	1,111 g	
"	*b*	1. "	8 h	90 "	0,203 g	in 4 Std.	1,889 g
		2. "	12 h	90 "	0,230 g	3,000 g	
"	*c*	1. "	8 h	75 "	0,170 g	in 6 Std.	0,200 g
		2. "	2 h	75 "	0,194 g	3,200 g	
"	*d*	1. "	8 h	90 "	0,182 g	in 8 Std.	0,133 g
		2. "	4 h	90 "	0,212 g	3,333 g	
"	*e*	1. "	8 h	90 "	0,221 g	—	—
		2. "	6 h	90 "	—		
Gentiana purpurea	*a*	1. "	8 h	40 "	0,163 g	in 2 Std.	0,750 g
		2. "	10 h	40 "	0,166 g	0,750 g	
"	*b*	1. "	8 h	40 "	0,168 g	in 4 Std.	3,000 g
		2. "	12 h	40 "	0,183 g	3,750 g	
"	*c*	1. "	8 h	40 "	0,126 g	in 6 Std.	1,250 g
		2. "	2 h	40 "	0,146 g	5,000 g	
"	*d*	1. "	8 h	40 "	0,127 g	in 8 Std.	— 1,750 g
		2. "	4 h	40 "	0,140 g	3,250 g	
"	*e*	1. "	8 h	40 "	0,131 g	in 10 Std.	0,250 g
		2. "	6 h	40 "	0,145 g	3,500 g	

Gentiana purpurea hatte einen ungünstigen Standort, insofern als sie von 3 h ab für die zuweilen durchbrechende Sonne nicht erreichbar war.. *Musa* war im Freien ausgepflanzt; es war eine junge, kräftige Pflanze. Die Vergleichsflächen wurden von der Blattspitze nach der Basis zu entnommen, wobei die Blattrippe bis zuletzt geschont wurde.

XXVI. Versuch am 24. Juli 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze. Versuchsdauer: 8 h 30 a. m. bis 2 h 30 p. m. Temperatur: 7 h a. m. 15,2°, 2 h p. m. 18°,

9 h p. m. 15,9°. Maximum 26,2°, Minimum 11,4°. Früh helle Wolken und Sonnenschein. Die Bewölkung wurde allmählich stärker; von 1 h ab Regen, der an Stärke zunahm und von Gewitter begleitet wurde, sodaß die Versuche um 2 h 30 unterbrochen wurden.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Musa Ensete	*a*	1. Hälfte	8 h 30	90 qcm	0,329 g	in 2 Std.	1,667 g
		2. „	10 h 30	90 „	0,344 g	1,667 g	
„	*b*	1. „	8 h 30	60 „	0,226 g	in 4 Std.	2,166 g
		2. „	12 h 30	60 „	0,249 g	3,833 g	
„	*c*	1. „	8 h 30	60 „	0,229 g	in 6 Std.	— 1,333 g
		2. „	2 h 30	60 „	0,244 g	2,500 g	
Helianthus annuus	*a*	1. „	8 h 30	75 „	0,207 g	in 2 Std.	3,467 g
		2. „	10 h 30	75 „	0,233 g	3,467 g	
„	*b*	1. „	8 h 30	75 „	0,230 g	in 4 Std.	— 1,867 g
		2. „	12 h 30	75 „	0,242 g	1,600 g	
„	*c*	1. „	8 h 30	75 „	0,225 g	in 6 Std.	— 1,067 g
		2. „	2 h 30	75 „	0,229 g	0,533 g	

XXVII. Versuch am 6. August 1903.

Die Blätter verblieben an der Pflanze. Versuchsdauer: 8 h 30 a. m. bis 6 h 30 p. m. Temperatur: 7 h a. m. 15°, 2 h p. m. 20,1°, 9 h p. m. 12,8°. Maximum 22,2°, Minimum 12,5°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 68, 2 h p. m. 51, 9 h p. m. 83. Starker Wind, Sonnenschein mit teils hellen, teils dunklen Wolken abwechselnd. Nachmittags etwas heller, ausgenommen 5 h bis 5 h 30.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Canna indica	*a*	1. Hälfte	8 h 30	60 qcm	0,274 g	in 2 Std.	3,167 g
		2. „	10 h 30	60 „	0,293 g	3,167 g	
„	*b*	1. „	8 h 30	60 „	0,252 g	in 6 Std.	0,500 g
		2. „	2 h 30	60 „	0,274 g	3,667 g	
„	*c*	1. „	8 h 30	60 „	0,240 g	in 8 Std.	1,500 g
		2. „	4 h 30	60 „	0,265 g	4,167 g	
„	*d*	1. „	8 h 30	90 „	0,494 g	in 10 Std.	— 0,167 g
		2. „	6 h 30	90 „	0,530 g	4,000 g	

(Fortsetzung der Tabelle.)

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Nicotiana tabacum	*a*	1. Hälfte	8 h 30	60 qcm	0,177 g	in 2 Std.	1,333 g
		2. „	10 h 30	60 „	0,185 g	1,333 g	
„	*b*	1. „	8 h 30	75 „	0,216 g	in 4 Std.	2,000 g
		2. „	12 h 30	75 „	0,241 g	3,333 g	
„	*c*	1. „	8 h 30	75 „	0,208 g	in 6 Std.	0,667 g
		2. „	2 h 30	75 „	0,238 g	4,000 g	
„	*d*	1. „	8 h 30	75 „	0,236 g	in 8 Std.	1,200 g
		2. „	4 h 30	75 „	0,275 g	5,200 g	
„	*e*	1. „	8 h 30	75 „	0,239 g	in 10 Std.	— 1,600 g
		2. „	6 h 30	75 „	0,266 g	3,600 g	

XXVIII. Versuch am 7. August 1903.

Die Blätter wurden in den Apparat gestellt. Versuchsdauer: 7 h 45 a. m. bis 1 h 45 p. m. Außentemperatur: 7 h a. m. 11,8°, 2 h p. m. 21,3°, 9 h p. m. 12,2°. Maximum 22,3°, Minimum 6,7°. Im Kasten 20—25°. Der Kasten wurde zeitweise mit feuchter Gaze beschattet. Gleichmäßiger Sonnenschein.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Canna indica	*a*	1. Hälfte	7 h 45	60 qcm	0,307 g	in 2 Std.	2,333 g
		2. „	9 h 45	60 „	0,321 g	2,333 g	
„	*b*	1. „	7 h 45	60 „	0,236 g	in 4 Std.	3,500 g
		2. „	11 h 45	60 „	0,271 g	5,833 g	
„	*c*	1. „	7 h 45	60 „	0,254 g	in 6 Std.	2,167 g
		2. „	1 h 45	60 „	0,302 g	8,000 g	
Petasites off.	*a*	1. „	7 h 45	40 „	0,153 g	in 2 Std.	3,750 g
		2. „	9 h 45	40 „	0,168 g	3,750 g	
„	*b*	1. „	7 h 45	60 „	0,221 g	in 4 Std.	5,250 g
		2. „	11 h 45	60 „	0,275 g	9,000 g	
„	*c*	1. „	7 h 45	40 „	0,147 g	in 6 Std.	2,000 g
		2. „	1 h 45	40 „	0,191 g	11,000 g	

XXIX. Versuch am 8. August 1903.

Kontrollversuch im Apparate. Versuchsdauer: 7 h 30 a. m. bis 1 h 30 p. m. Temperatur: 7 h a. m. 9,2°, 2 h p. m. 25,2°, 9 h p. m. 14,2°. Maximum 26,3°, Minimum 5,7°. Gleichmäßiger Sonnenschein.

Pflanze	Blatt		Zeit der Unter-suchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trocken-substanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Canna indica	*a*	1. Hälfte	7 h 30	75 qcm	0,367 g	in 2 Std.	2,222 g
		2. „	9 h 30	75 „	0,384 g	2,222 g	
„	*b*	1. „	7 h 30	75 „	0,287 g	in 4 Std.	0,711 g
		2. „	11 h 30	75 „	0,309 g	2,933 g	
„	*c*	1. „	7 h 30	60 „	0,222 g	in 6 Std.	1,067 g
		2. „	1 h 30	60 „	0,246 g	4,000 g	
Petasites off.	*a*	1. „	7 h 30	40 „	0,146 g	in 2 Std.	1,000 g
		2. „	9 h 30	40 „	0,150 g	1,000 g	
„	*b*	1. „	7 h 30	40 „	0,133 g	in 4 Std.	0,250 g
		2. „	11 h 30	40 „	0,138 g	1,250 g	
„	*c*	1. „	7 h 30	75 „	0,224 g	in 6 Std.	0,617 g
		2. „	1 h 30	75 „	0,238 g	1,867 g	

XXX. Versuch am 11. August 1903.

Die Blätter blieben an den Pflanzen. Versuchsdauer: 7 h 30 a. m. bis 5 h 30 p. m. Temperatur: 7 h a. m. 15,8°, 2 h p. m. 23,4°, 9 h p. m. 14,5°. Maximum 23,6°, Minimum 11,3°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 84; 2 h p. m. 56; 9 h p. m. 96. Bis 10 h Sonnenschein, dann einige Wolken am Himmel. Von 3 h ab dunkler bewölkt, die Sonne kommt aber trotzdem bisweilen zum Durchbruch.

Pflanze	Blatt		Zeit der Unter-suchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trocken-substanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Musa Ensete	*a*	1. Hälfte	7 h 30	75 qcm	0,265 g	in 2 Std.	2,133 g
		2. „	9 h 30	75 „	0,281 g	2,133 g	
„	*b*	1. „	7 h 30	75 „	0,294 g	in 4 Std.	2,800 g
		2. „	11 h 30	75 „	0,331 g	4,933 g	
„	*c*	1. „	7 h 30	75 „	0,291 g	in 6 Std.	0,934 g
		2. „	1 h 30	75 „	0,335 g	5,867 g	
„	*d*	1. „	7 h 30	75 „	0,298 g	in 8 Std.	1,333 g
		2. „	3 h 30	75 „	0,352 g	7,200 g	

(Fortsetzung der Tabelle.)

Pflanze	Blatt		Zeit der Unter-suchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht der Trocken-substanz	Zunahme pro 1 qm	Zunahme von 2 zu 2 Stunden
Musa Ensete	*e*	1. Hälfte	7 h 30	75 qcm	0,301 g	in 10 Std.	— 3,333 g
		2. „	5 h 30	75 „	0,330 g	3,867 g	
Helianthus annuus	*a*	1. „	7 h 30	90 „	0,305 g	in 2 Std.	1,333 g
		2. „	9 h 30	90 „	0,317 g	1,333 g	
„	*b*	1. „	7 h 30	75 „	0,231 g	in 4 Std.	4,134 g
		2. „	11 h 30	75 „	0,272 g	5,467 g	
„	*c*	1. „	7 h 30	90 „	0,316 g	in 6 Std.	2,644 g
		2. „	1 h 30	90 „	0,374 g	8,111 g	
„	*d*	1. „	7 h 30	90 „	0,337 g	in 8 Std.	1,445 g
		2. „	3 h 30	90 „	0,423 g	9,556 g	
„	*e*	1 „	7 h 30	90 „	0,343 g	in 10 Std.	1,777 g
		2. „	5 h 30	90 „	0,445 g	11,333 g	

III B. Diskussion.

A. Zeichnen sich amylophylle Pflanzen nicht nur durch schnellere Stärkespeicherung, sondern auch durch Bildung größerer Kohlehydratmengen vor saccharophyllen aus?

Nach der allgemein anerkannten und auch von Pfeffer (5) in seiner Pflanzenphysiologie vertretenen Ansicht über die Stärkebildung in der Pflanzenzelle muß in einer assimilierenden Pflanzenzelle die Konzentration der löslichen Kohlehydrate eine bestimmte Höhe erreicht haben, ehe Stärke gebildet werden kann. Erfolgt aber bei einigen Pflanzen nur sehr ausnahmsweise Stärkeansammlung, so kann das daran liegen, daß die erforderliche Konzentration der Kohlehydrate nicht erreicht wird.

Arthur Meyer (10) kommt auf Grund seiner Versuche zu dem Schlusse, daß die Differenz in der Fähigkeit der Stärkespeicherung nicht wesentlich abhängt von der relativ reichlichen Ableitung der Reservestoffe. Mithin müßten saccharophylle Pflanzen trotz Anhäufung größerer Mengen von Glykose nicht merklich in ihrer assimilatorischen Tätigkeit beeinflußt werden. Eine Ansicht, die auch Winkler (20) teilt. Bei saccharophyllen Pflanzen finden wir also eine Ausnahme von der Regel, daß eine assimilierende Zelle um so besser ihre Funktion erfüllen kann, je mehr sie befähigt

ist, die gebildeten Kohlehydrate entweder auszuführen oder in Form unlöslicher Stärke zu speichern.

Derselben Vorstellung begegnen wir bei Schimper (16), der als wahrscheinliche Ursache für den leichteren oder schwereren Eintritt der Stärkebildung die bei verschiedenen Pflanzen wechselnde Fähigkeit der Chlorophyllkörner anführt, aus schwächer oder stärker konzentrierten Kohlehydratlösungen Stärke zu bilden; was auch Winkler durch seine Versuche bestätigt hat.

Nach Untersuchungen Böhms (1) muß bei manchen Zuckerblättern die Konzentration 20 % erreichen, ehe Stärkebildung eintritt.

Arthur Meyer (10) hat nur für *Yucca filamentosa*, wo niemals Stärkebildung beobachtet wurde, eine Konzentration der löslichen Kohlehydrate von 7 % berechnet. Es ist nun die Frage, und sie wird auch von Meyer am Schlusse seiner Arbeit gestellt, ob dieser Prozentgehalt dem Kohlehydratgehalt einer Zelle eines Stärkeblattes entspricht. Zur Lösung dieser Aufgabe sollen jene eingangs angegebenen Versuche beitragen; denn wenn in dieser Arbeit auch nur die Trockensubstanzzunahme pro Flächeneinheit angegeben wird, wobei eine Umrechnung der Stärke in Zucker nicht vorgenommen wurde, so ist es doch wohl erlaubt, von der assimilatorischen Leistung gleicher Flächeneinheiten auch einen Schluß auf die Leistung der einzelnen Zellen zu ziehen und etwas anderes wird doch durch die Fragestellung Meyers nicht bezweckt.

Ein Vergleich der assimilatorischen Tätigkeit kann aber nur dann von irgend welcher Bedeutung sein, wenn nicht nur die Zunahme innerhalb einer bestimmten Zeit, sondern auch die Ausführung Berücksichtigung findet; denn es ist durchaus nicht für alle Zuckerblätter genau festgestellt, bei welcher Konzentration Stärkebildung eintritt, und event. wäre es nach Hugo Fischer (4) denkbar, daß Zellen, die auf sehr geringen Turgordruck gestimmt sind, aus eben diesem Grunde den gebildeten Zucker entweder kondensieren oder schnell ableiten. Trifft letzteres ein, so wäre es, was allerdings gegen die Anschauung Arthur Meyers spräche, immerhin möglich, daß manche Blätter schon bei sehr geringer Anhäufung der Kohlehydrate Stärke bilden, es aber an der Pflanze selbst nie tun, weil der gebildete Zucker zu schnell abgeleitet wird.

Um diesem Einwande zu begegnen, wurden an sämtlichen bei den Versuchen verwandten Pflanzen Ausfuhrbestimmungen gemacht. Die Bestimmungen wurden nicht, wie bisher wohl meist geschah,

des Nachts ausgeführt, sondern zu den verschiedensten Tagesstunden. Es hatte sich nämlich schon bei den Vorversuchen herausgestellt, daß die Zunahme an Assimilationsprodukten des Abends eine sehr geringe sein kann event. garnicht mehr nachweisbar ist, so daß man ein ganz falsches Bild von der Größe der am Tage stattfindenden Ausführung erhalten muß, wenn ein solches Blatt des Abends zur Bestimmung benutzt wird. Es wurden daher meistens von 12—2 h die Blätter künstlich verdunkelt, ebenwieder mit Hilfe schwarzer Säckchen, und so für 2 Stunden die Ausführung bestimmt, längere Verdunkelung hätte vielleicht auch schon wieder das Resultat beeinträchtigt, da dann event. schon ein Mangel an Kohlehydraten sich bemerkbar machen könnte, und es hier darauf ankam, möglichst die Ausführung so zu bestimmen, wie sie an dem dem Sonnenlichte ausgesetzten und gemeinhin an Assimilationsprodukten nicht Mangel leidenden Blatte vor sich geht. Auch wurde an einigen Pflanzen für alle zwei Stunden am Tage die Ausführung bestimmt, um festzustellen, ob etwa eine Ausführungskurve nachweisbar wäre, die auf die erhaltenen Assimilationsresultate irgendwie einwirken könnte. Es hat sich aber nichts derartiges feststellen lassen, vielmehr ist für ein und dieselbe Pflanze unter gleichen äußeren Bedingungen die Ausführung im Laufe des ganzen Tages, mit Ausnahme der frühesten Morgenstunden, die bei den angestellten Versuchen etwa den ersten beiden Stunden der Belichtung entsprechen würden, ziemlich konstant; sodaß aus den späteren Berechnungen eine aus mehreren Bestimmungen gewonnene Mittelzahl Berücksichtigung finden soll.

Nach der Auffassung Arthur Meyers (10) und Winklers (20) über die Ursache des verschiedenen Verhaltens der Stärke- und Zuckerblätter hinsichtlich der gebildeten Assimilate wäre es gut denkbar, daß die Menge der gebildeten Kohlehydrate bei saccharophyllen Pflanzen nicht zurücksteht hinter der bei amylophyllen Pflanzen, nach der Auffassung Stahls (18) über die physiologische Bedeutung der Zucker- und Stärkeblätter kann man dagegen erwarten, daß die amylophyllen Pflanzen die saccharophyllen, wenigstens soweit letztere zugleich mykorrhizenführende sind, bedeutend in der Assimilationsgröße übertreffen werden.

Ein Vergleich der obigen Versuchstabellen läßt erkennen, daß die Stärkeblätter im allgemeinen ein langsames Ansteigen in der Assimilation zeigen, das aber bedeutenden Schwankungen, auf die noch weiter eingegangen werden soll, unterworfen ist, während die

Zuckerblätter bald eine bestimmte Höhe erreichen, auf der sie, von individuellen Schwankungen abgesehen, mit annähernder Konstanz verharren.

Man wird diese Beobachtung mehr oder minder scharf ausgeprägt bei allen Zuckerblättern machen können, mit Ausnahme von *Musa*, die sich ganz dem Verhalten der Stärkeblätter anschließt.

Ich glaube daher, ein der Wirklichkeit mehr entsprechendes Resultat zu erhalten, wenn ich bei Berechnung einer 10 stündigen Durchschnittsleistung bei Zuckerblättern die aus den einzelnen Versuchen sich ergebende mittlere Höchstleistung, um die herum nur ein geringes Schwanken auch bei günstigsten Bedingungen zu beobachten ist, als Maximum annehme, zu dem dann noch die Ausführung hinzugerechnet werden muß, um die Gesamtproduktion an Kohlehydraten pro Flächeneinheit zu bekommen. Bei Stärkeblättern hingegen muß aus den Resultaten der einzelnen Tagesstunden ein stündliches Mittel berechnet werden, in der Art, daß bei einem Versuch, der von 8 h a. m. bis 6 h p. m. dauerte und bei dem alle zwei Stunden die Zunahme festgestellt wurde, die erhaltenen fünf Resultate addiert und durch 30 zu dividieren wären. Es ergibt sich hieraus, wie notwendig es ist, zur Feststellung der Assimilationsgröße wiederholte Beobachtungen nach kurzen Zeiträumen zu machen und sich nicht auf etwa einen zweistündigen oder einen ganztägigen Versuch zu beschränken.

Auf die Notwendigkeit dieses Verfahrens hat bereits Broocks (2) aufmerksam gemacht, obwohl er nur Stärkeblätter beobachtete, wobei die etwaigen Fehler alle Objekte gleichmäßig betreffen würden. Beim Vergleich zweier Pflanzen, die zB. 2 Stunden dem Lichte exponiert waren, und deren Zunahme etwa auf 10 Stunden berechnet werden sollte, würde sich kein derartiges Mißverhältnis wie zB. aus dem Versuch XIV vom 28. Mai 1903 für *Rumex* und *Arum* ergeben.

Von typischen Zuckerblättern, d. h. solchen Blättern, die nur sehr schwer oder garnicht Stärke speichern, wurden zu Versuchen benutzt: *Tulipa Gesneriana*, *Arum italicum*, *Colchicum autumnale*, *Allium Cepa*, *Listera ovata*, *Canna indica*, *Musa Ensete*.

Von Übergangsstufen zu Stärkeblättern wurden benutzt: *Gentiana purpurea* und *Cypripedilum Calceolus*. Für *Gentiana purpurea* gibt Arthur Meyer (10) allerdings an, daß sie selten Stärke speichert, während hier schon nach 2 Stunden Expositionszeit eine deutliche Dunkelfärbung mit Jodjodkalium eintrat.

Von ausgesprochenen Stärkeblättern kamen zur Verwendung: *Rumex obtusifolius*, *Alliaria officinalis*, *Verbascum nigrum*, *Nymphaea (spec.)*, *Petasites officinalis*, *Nicotiana tabacum*, *Helianthus annuus*.

Der besseren Übersicht wegen mag hier eine Tabelle Platz finden, in der verzeichnet ist;

1. die durchschnittliche Zunahme für 10 Stunden auf 1 qm, berechnet aus den Gesamtversuchen,

2. die Ausführung, auf 1 qm für 10 Stunden berechnet,

3. die Gesamtproduktion an Kohlehydraten auf 1 qm und 10 Stunden berechnet,

4. die Maximalzunahme, die im Laufe der Versuche beobachtet wurde, auf 1 qm in 10 Stunden.

Pflanze	Durchschnittliche Zunahme für 10 Std. auf 1 qm	Ausführung für 10 Std. auf 1 qm	Gesamtproduktion auf 1 qm für 10 Std.	Maximalzunahme
Nymphaea spec.	13,360 g	10,370 g	23,730 g	15,190 g
Rumex obtusifolius . . .	7,825 g	14,335 g	22,150 g	9,520 g
Petasites offic.	7,835 g	12,620 g	20,455 g	11,630 g
Verbascum nigrum . . .	6,695 g	13,610 g	20,305 g	7,780 g
Helianthus annuus . . .	7,307 g	10,995 g	18,230 g	11,930 g
Nicotiana tabacum . . .	6,045 g	7,735 g	13,780 g	6,160 g
Alliaria officinalis . . .	4,460 g	6,208 g	10,668 g	4,460 g
Gentiana purpurea . . .	5,420 g	10,903 g	16,323 g	5,420 g
Cypripedilum Calceolus	6,507 g	1,143 g	7,650 g	6,507 g
Musa Ensete	7,333 g	10,750 g	18,080 g	8,000 g
Canna indica	5,125 g	10,130 g	15,255 g	6,500 g
Tulipa spec.	3,294 g	9,375 g	12,669 g	3,337 g
Colchicum autumnale . .	4,134 g	8,036 g	12,170 g	5,269 g
Allium Cepa	6,284 g	5,650 g	11,934 g	6,812 g
Arum italicum	4,208 g	5,833 g	10,041 g	4,333 g

Anmerkung: Zu bemerken wäre hier noch, daß wiederholt versucht wurde, auch am Blütenschaft von *Allium* eine Ausführbestimmung zu machen, daß aber die erhaltenen Resultate ganz divergierende waren, wahrscheinlich infolge verwickelter Stoffwanderung nach dem Blütenkopf resp. der Zwiebel hin. Auch ein vorheriges Entfernen des Blütenstandes änderte hierin nichts, sodaß von der Bestimmung Abstand genommen werden mußte.

Auf Grund dieser Angaben ist wohl der Schluß berechtigt, daß die Stärkeblätter in der Gesamtproduk-

tion der Kohlehydrate die Zuckerblätter übertreffen. Die Unterschiede würden noch etwas augenfälliger werden, wenn der Zucker in Stärke umgerechnet würde; es wurde diese Rechnung jedoch unterlassen, da bei einigen Zuckerblättern, wie es ja bei den Tabellen vermerkt ist, an günstigen Tagen Stärke in den Zellen nachweisbar ist, und daher die Umrechnung ohne vorhergegangene quantitative Analyse ungenau ausfallen müßte. *Musa* und *Canna*, die durch enorme Blattentwicklung und Substanzbildung ausgezeichnet sind, nähern sich sehr den Stärkeblättern, während *Alliaria officinalis* sogar hinter den Zuckerblättern zurückzubleiben scheint; dieses Zurückbleiben ist jedoch, wie bemerkt, nur ein scheinbares; denn ziehen wir die Trockensubstanz mit in Betracht, so finden wir, daß bei *Alliaria officinalis* ein Quadratmeter Blattsubstanz nicht einmal ganz die Hälfte von dem wiegt, was an Gewicht auf einen Quadratmeter Blattfläche der untersuchten Stärke- und Zuckerblätter entfällt. Daß bei allen Versuchen nicht auch die Zunahme auf Trockensubstanz angegeben ist, liegt daran, daß, wie sich bei den Versuchen herausgestellt hat, eine gleichgroße Blattfläche derselben Pflanze unter gleichen Bedingungen ziemlich gleiche Zunahme zeigt, gleichgültig welchem Blatteile sie entnommen ist, während der Trockensubstanzgehalt sehr schwankt und daher zu Schlußfolgerungen nicht immer benutzt werden konnte.

Bei *Alliaria* jedoch, wo die ganzen Blatthälften verwendet wurden, fällt dieser Einwand weg, und um für diese Pflanze Vergleichsobjekte zu haben, sind für eine Anzahl anderer Versuchspflanzen aus einer großen Anzahl Trockengewichtsbestimmungen das Durchschnittstrockengewicht für 1 qm Blattfläche stärkefreier Blätter berechnet werden. Es ergeben sich danach für:

	Trockengew. 1 qm Blattfläche
Alliaria officinalis	18,250 g
Rumex	40,586 „
Helianthus annuus	33,317 „
Verbascum nigrum	40,780 „
Allium Cepa	47,693 „
Arum italicum	36,750 „
Canna	44,125 „
Musa	40,540 „

Dabei ist zu berücksichtigen, daß bei Blättern mit starken Rippen letztere bei Entnahme der Flächen möglichst vermieden wurden.

Um einen Vergleich mit anderen bis dahin für die Assimilationsgröße gefundenen Zahlen zu ermöglichen, seien die Resultate von Sachs (13) angeführt, der für *Helianthus* folgende Zahlen angibt:

am Tage assimilierte Stärke pro 1 qm in 10 Stunden	9,14 g
nächtliche Ausführung pro 1 qm in 10 Stunden . .	9,64 „
Gesamtproduktion von 1 qm in 10 Stunden	18,78 g

Er erhält also 0,55 g mehr als unserer Durchschnittswert angibt; dabei ist aber zu berücksichtigen, daß sein Resultat aus dem Versuch eines einzigen, recht günstigen Tages gewonnen ist.

Weber (19) erhält für *Helianthus* als Leistung für 1 qm in 10 Stunden 5,569 g, eine Zahl, die weit hinter den beiden angegebenen zurücksteht und zwar, wie man wohl mit Recht annehmen kann, deswegen, weil er mit Topfexemplaren operierte, die nie eine so kräftige Entwicklung zeigen, wie Freilandpflanzen.

Der bei Stärke- und Zuckerblättern konstatierte Unterschied tritt noch deutlicher hervor bei den Versuchen, die in kohlensäurereicher Luft angestellt worden sind[1]).

Hierzu muß bemerkt werden, was auch für alle anderen Versuche zutrifft, daß die Zuckerblätter auch in CO_2-reicher Luft schneller ein Maximum, über das hinaus sie nur wenig zunehmen, erreichen als die Stärkeblätter.

Versuch XVIII vom 16. Juni 1903 läßt einen wesentlichen Unterschied beider Versuchspflanzen nicht konstatieren, ebenso wie Versuch XXVIII vom 7. August 1903. Die angestellten Kontrollversuche ergeben bei den Stärkeblättern häufig eine sehr geringe Zunahme, während die Zuckerblätter etwa auf die für sie an der Pflanze festgestellte Höhe der Assimilation gelangen. Es hat den Anschein, als ob hierbei der Spaltenverschluß eine ausschlaggebende Rolle spiele, der bei Stärkeblättern eher einzutreten scheint, als bei Zuckerblättern. In kohlensäurereicher Luft wird durch den höheren CO_2-Gehalt und die größere Assimilationsenergie dieser Nachteil wieder ausgeglichen.

Die Ausführungsbestimmungen bestätigen die Angabe Arthur Meyers (10), daß nicht etwa eine reichliche Ableitung der Kohlehydrate wenigstens bei den untersuchten Pflanzen den Unterschied in der Stoffspeicherung bedingt, daß also eine Abstimmung auf

1) Man vergleiche Versuch IV vom 5. Mai, wobei wieder die Trockensubstanzdifferenz Berücksichtigung finden muß, Versuch VII vom 12. Mai, XI vom 22. Mai, XII vom 25. Mai, XV vom 28. Mai.

niedrigen Turgordruck, der durch schnelle Ableitung erreicht wird, wie Hugo Fischer (4) es für möglich hält, hier nicht angenommen werden kann.

In der Gesamtleistung eines Tages stehen also die Zuckerblätter hinter den Stärkeblättern zurück; nun kommt es darauf an, festzustellen:

B. In welcher Weise verteilt sich die Zunahme auf die einzelnen Tagesstunden?

Bei Sachs (13) findet sich die Angabe, daß die Blätter gewöhnlich abends sehr stärkereich sind; bei kräftiger Morgensonne aber auch häufig schon nach wenigen Stunden. Bei gewöhnlicher Sommertemperatur nimmt der Stärkegehalt bis abends zu, bei großer Hitze ist nachmittags häufig eine Abnahme zu konstatieren.

Nähere Angaben enthält die Arbeit Broocks (2). Danach ist bei wechselnder Tagesbeleuchtung auch die Zu- und Abnahme eine proportional der Beleuchtungsintensität schwankende. Bei gleichmäßiger Beleuchtung scheint gegen 12 h das Maximum der Tageszunahme erreicht zu sein. Auch die größte stündliche Zunahme fällt nach Broocks an wolkenlosen Tagen zwischen 11 und 12 h.

Nach den Ergebnissen der hier angestellten Versuche zeigen Zucker- und Stärkeblätter ein ganz verschiedenes Verhalten, sodaß sie gesondert betrachtet werden sollen.

Die Zuckerblätter zeigen im allgemeinen schon nach einer Expositionszeit von 2 Stunden eine Zunahme, die im Verlauf des ganzen Tages nicht mehr oder nur wenig übertroffen wird, um dann gegen Abend mit abnehmender Lichtintensität ebenfalls in der Assimilationsleistung zu sinken[1]).

Bei Stärkeblättern zeigt sich wiederum ein unterschiedliches Verhalten, je nachdem es sich um Schwimmblätter (wenn es überhaupt zulässig ist, von Versuchen, die allein bei *Nymphaea* angestellt wurden, auf das Verhalten anderer zu schließen) oder um Blätter von Landpflanzen handelt. Erstere weisen gewisse Ähnlichkeiten mit den Zuckerblättern auf. Die Versuche sowohl vom

---

1) Siehe Versuch III vom 5. Mai, VI vom 12. Mai, X vom 22. Mai, XIV vom 28. Mai, XVI vom 9. Juni, XVII vom 12. Juni und XXVII vom 6. August.

24. als auch vom 29. Juni zeigen schon in den ersten beiden Stunden eine bedeutende Zunahme, die ohne Unterbrechung bis 6 h p. m. fortdauert und besonders am 29. Juni eine bedeutende Höhe erreicht, an einem Tage, wo das Vergleichsobjekt sehr bedeutende Schwankungen in der Assimilation aufweist. Bei den Blättern amylophyller Landpflanzen können wir im allgemeinen an Tagen, wie sie im Sommer häufig sind, d. h. mit einer Maximaltemperatur von etwa 23°, einen Verlauf der Assimilationskurve beobachten, der etwa den Angaben Broocks (2) für die von ihm untersuchten Pflanzen entspricht. Wir haben das Maximum der täglichen wie der stündlichen Zunahme der Assimilation etwa zwischen 12—2 h p. m., darauf tritt eine Abnahme ein, und gegen Abend häufig noch eine kleine Zunahme, eine Tatsache, von der Broocks nichts erwähnt, die aber bei meinen Versuchen wiederholt beobachtet wurde.

Je heißer der Tag ist, um so klarer ist die Kurve ausgebildet; das würde den Angaben Sachs' (13) entsprechen, der an sehr heißen Tagen am Nachmittag eine Abnahme des Stärkegehaltes beobachtete [1]).

Sehr schön zeigen diese drei Versuche, wie die Zeit, innerhalb der das Maximum erreicht wird, entweder, wie Broocks (2) angibt, von der Beleuchtung oder, wie ich auf Grund noch später zu erörternder Versuche anzunehmen geneigt bin, von der Temperatur abhängig ist.

Am 24. Juni beträgt das Temperaturmaximum 22,4°, *Rumex* erreicht die Höchstleistung in der Assimilation zwischen 2 und 4 h p. m.

Am 28. Mai beträgt das Temperaturmaximum 25,6°. *Rumex* erreicht das Maximum zwischen 12 und 2 h p. m.

Am 29. Juni beträgt das Temperaturmaximum 31,2°, *Verbascum* erreicht das Assimilationsmaximum zwischen 10 und 12 h a. m.

Eine solche Kurve kann jedoch nicht immer beobachtet werden, wie Broocks (2) annehmen zu können glaubt, und ist nicht allein von der gleichmäßigen oder ungleichmäßigen Beleuchtung abhängig. Einige Versuche bestätigen vielmehr die Angaben von Sachs (13), nach denen die Blätter abends am stärkereichsten sind, und zeigen, daß dieses abendliche Maximum durch kontinuierliches Ansteigen erreicht wird. Dieses Verhalten ist jedoch nicht etwa das ge-

1) Vergl. die Versuche vom 28. Mai, 24. und 29. Juni.

wöhnliche, wie es nach Sachs den Anschein haben könnte. Ist die letzte Beobachtung etwas zu spät gemacht, was ganz von den Beleuchtungsverhältnissen des betreffenden Tages abhängen wird, so muß man selbstverständlich gegenüber der vorletzten infolge Nachlassens der Assimilationsenergie eine Abnahme konstatieren. Man vergleiche zu dem gesagten die bei *Petasites* beobachteten Zunahmen am 3. Juli, Versuch XXII, und am 8. Juli, Versuch XXIII, *Rumex* am 28. Mai, Versuch XIV, und am 10. Juli, Versuch XXIV.

Ein Grund für das verschiedene Verhalten der Zucker- und Stärkeblätter soll hier nicht angegeben werden; nur um dem Einwand zu begegnen, daß der schnelle Anstieg bei Zuckerblättern vielleicht durch das Vorhandensein einer größeren Anzahl von Spaltöffnungen bedingt sein könnte, mögen einige Zahlen angeführt werden, die für eine gleiche Fläche die durchschnittliche Anzahl der Spaltöffnungen angeben.

	Pflanze	Zahl der Spaltöffnungen auf gleicher Fläche	
		oberseits	unterseits
Zuckerblatt	*Allium cepa* . . .	8	—
	Orchis spec. . . .	—	5
	Canna indica . .	4	14
	Musa	2	12
Stärkeblatt	*Rumex*	3,5	7
	Helianthus . . .	8	16
	Nymphaea spec. . .	52	—

IV A. Versuche zur Ermittlung der Assimilationsgrenze.

Von bisher erschienenen Arbeiten, die diesen Punkt berühren, müssen die von Saposchnikoff erwähnt werden. In der 1891 veröffentlichten Arbeit „Über die Grenzen der Anhäufung der Kohlehydrate in den Blättern der Weinrebe und anderer Pflanzen" (14) gibt er für *Vitis vinifera* als Grenze 16,686 g pro 1 qm oder 27,5 % des Trockengewichts an, sie wurde nach 5 Tagen in abgeschnittenen Blättern bei gewöhnlicher Atmosphäre erreicht. Für *Vitis Labrusca* liegt die Grenze zwischen 11 und 19 g pro 1 qm oder 17 und 25 %; für *Rubus caesius* zwischen 14,626 und 15,737 g oder 23,3 und 25,6 %; für *Rubus fruticosus* zwischen 13,737 und 15,9 g oder 18 und 20,7 %.

Zugleich konstatiert er in jener Arbeit, daß die Assimilation im Verhältnis zur Anhäufung der Kohlehydrate abnimmt.

In seinen Beiträgen zur Kenntnis der Grenzen der Anhäufung von Kohlehydraten in den Blättern (15) teilt er mit, daß in kohlensäurereicher Atmosphäre die Grenze der Anhäufung schneller eintritt und höher liegt als in atmosphärischer Luft, wahrscheinlich deswegen, weil die Assimilation in CO_2-reicher Luft viel rascher vor sich geht, und das betreffende Blatt in dieser kurzen Zeit normaler bleibt, als wenn es etwa 3 Tage zu Versuchen benutzt werden muß.

Die hier mitzuteilenden Versuche wurden ausnahmslos in 5 bis 6% CO_2 enthaltender Luft vorgenommen. Die vorherige Behandlung der Blätter war die bei allen bisherigen Versuchen eingehaltene.

XXXI. Versuch vom 9. bis 11. Juni 1903.

Bei Beginn des Versuches waren alle Blätter stärkefrei, *Orchis pallens* hatte auch in den Schließzellen keine Stärke. Der Luftstrom wurde des Abends zwischen 6 und 7 h unterbrochen und des Morgens zwischen 7 und 8 h wieder eingeschaltet. Im Verlaufe der einzelnen Tage wurde der Kasten nach Bedarf mit feuchtgehaltener Gaze beschattet, die Blätter auch zuweilen besprengt. Versuchsdauer vom 9. Juni 8 h 30 bis 11. Juni 12 h.

Temperatur	Am 9. Juni		Am 10. Juni		Am 11. Juni	
	im Freien	im Kasten	im Freien	im Kasten	im Freien	im Kasten
7 h a. m.	11,5°		14,3°		17,4°	
2 h p. m.	23,2°	20—28°	21,2°	19—26°	21,2°	22—28°
9 h p. m.	15,6°		15,4°		15,2°	

Am 9. Juni: Sonnenschein mit hellen Wolken. Am 10. Juni: Früh bewölkt, dann Sonne, im Laufe des Nachmittags Gewitter. Am 11. Juni: Früh Sonne, dann von 9—11 h dunkle Wolken, später heller Himmel.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Arum italicum	*a*	1. Hälfte	9. VI. 8 h 30	32 qcm	0,107 g	5,00 g
		2. "	9. " 1 h 30	32 "	0,123 g	
"	*b*	1. "	9. " 8 h 30	32 "	0,134 g	8,125 g
		2. "	10. " 11 h 30	32 "	0,160 g	

(Fortsetzung der Tabelle.)

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Arum italicum	c	1. Hälfte	9. VI. 8 h 30	32 qcm	0,122 g	8,125 g
		2. "	11. " 12 h	32 "	0,148 g	
Rumex obtusifolius	a	1. "	9. " 8 h 30	60 "	0,175 g	11,667 g
		2. "	9. " 1 h 30	60 "	0,244 g	
"	b	1. "	9. " 8 h 30	60 "	0,207 g	21,000 g
		2. "	10. " 11 h 30	60 "	0,333 g	
"	c	1. "	9. " 8 h 30	60 "	0,173 g	30,167 g
		2. "	11. " 12 h	60 "	0,354 g	
Orchis pallens	a	1. "	9. " 8 h 30	23,75 "	0,070 g	2,230 g
		2. "	9. " 1 h 30	22,71 "	0,071 g	
"	b	1. "	9. " 8 h 30	25,74 "	0,069 g	8,434 g
		2. "	10. " 11 h 30	29,01 "	0,102 g	
"	c	1. "	9. " 8 h 30	24,38 "	0,074 g	13,125 g
		2. "	11. " 12 h	26,22 "	0,114 g	
"	d	1. "	9. " 8 h	21,28 "	0,050 g	10,061 g
		2. "	11. " 12 h	22,35 "	0,075 g	

Die Untersuchung der einzelnen Blätter auf Stärke ergab: am 9. VI. 1 h 30 *Rumex* ganz schwarz, *Arum* Stärke in den Schließzellen, *Orchis* auch nicht in den Schließzellen Stärke. Am 10. VI. 11 h 30 *Rumex* schwarz, *Arum* um die Blattnerven herum viel Stärke, im Mesophyll überall kleine Stärkekörner, *Orchis* in den Schließzellen und im Mesophyll wenig Stärke. Am 11. VI. 12 h Rumex ganz schwarz, auch die Nerven, die sich bis dahin durch hellere Färbung auszeichneten, *Arum* färbt sich dunkellederbraun und zeigt bei der mikroskopischen Untersuchung reichlich Stärke, *Orchis* zeigte keine Zunahme an Stärke gegenüber dem Blatt vom 10. VI. Bei den sonst ganz normalen Blättern von *Rumex* trat schon am 10. VI. eine deutliche Rotfärbung ein, die an den Blattnerven ihren Anfang nahm, sicherlich hier eine Folge allzu großer Anhäufung von Assimilationsprodukten, wie sie bei anderen Pflanzen von Overton (11) beobachtet wurde.

XXXII. Versuch am 23.—25. Juni 1903.

Die Blätter waren beim Versuchsbeginn stärkefrei bis auf die Schließzellen. Die Bedienung des Apparates blieb dieselbe wie beim Versuch vom 9.—11. Juni. Versuchsdauer vom 23. VI. 9 h a. m. bis 25. VI. 1 h p. m. Temperatur am 23. VI. 7 h a. m. 11,7°,

2 h p. m. 19,5°, 9 h p. m. 11,8°; im Kasten 20—25°. Himmel hell bewölkt. Temperatur am 24. VI. 7 h a. m. 8,6°, 2 h p. m. 21,3°, 9 h p. m. 14,9°; im Kasten 22—27°. Bis 10 h Sonne, dann bewölkt.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Verbascum nigrum	*a*	1. Hälfte	23. VI. 9 h a. m.	60 qcm	0,221 g	8,500 g
		2. „	23. „ 2 h p. m.	60 „	0,272 g	
„	*b*	1. „	23. „ 9 h a. m.	60 „	0,229 g	21,167 g
		2. „	24. VI. 12 h	60 „	0,362 g	
„	*c*	1. „	23. VI. 9 h a. m.	60 „	0,233 g	25,167 g
		2. „	24. „ 7 h p. m.	60 „	0,384 g	
„	*d*	1. „	23. „ 9 h a. m.	60 „	0,205 g	26,667 g
		2. „	25. „ 1 h p. m.	60 „	0,366 g	
Gentiana purpurea	*a*	1. „	23. „ 9 h a. m.	40 „	0,156 g	15,200 g
		2. „	23. „ 2 h p. m.	40 „	0,210 g	
„	*b*	1. „	23. „ 9 h a. m.	40 „	0,150 g	19,000 g
		2. „	24. VI. 12 h	40 „	0,226 g	
„	*c*	1. „	23. VI. 9 h a. m.	40 „	0,171 g	27,250 g
		2. „	24. „ 7 h p. m.	40 „	0,280 g	
„	*d*	1. „	23. „ 9 h a. m.	40 „	0,194 g	27,250 g
		2. „	25. „ 1 h p. m.	40 „	0,303 g	

Temperatur am 25. VI. 7 h a. m. 13,6°, 2 h p. m. 24°, 9 h a. m. 14°; im Kasten 20—25°. Gleichmäßiger Sonnenschein. Bei der Jodprobe färbten sich die Blätter beider Versuchspflanzen schon am 23. VI. um 2 h p. m. ganz schwarz. Bei *Gentiana* begann beim letzten Blatte von den Nerven aus eine Infiltration der Interzellularen mit Wasser.

XXXIII. Versuch vom 21.—24. Juli 1903.

Die Blätter wurden wie gewöhnlich behandelt, beim Versuchsbeginn waren sie bis auf die Spaltöffnungen stärkefrei. Die Bedienung des Apparates bleibt unverändert. Versuchsdauer vom 21. Juli 8 h a. m. bis 24. Juli 12 h.

Temperatur	am 21. Juli		am 22. Juli		am 23. Juli		am 24. Juli	
	im Freien	im Kasten	im Freien	im Kasten	im Freien	im Kasten	im Freien	im Kasten
7 h a. m.	14,4°		14,4°		15,2°		15,2°	
2 h p. m.	20,5°	20—25°	22°	24—29°	27,9°	25—29°	18°	20—25°
9 h p. m.	13,4°		15,4°		17°		15,9°	

Am 21. Juli: Vormittags Sonnenschein, abwechselnd mit Wolken, nachmittags starke Bewölkung und Gewitter. Am 22. Juli: Sonne abwechselnd mit Wolken. Am 23. Juli: Sonnenschein. Am 24. Juli: Früh Sonnenschein mit hellen Wolken, später stärkere Bewölkung, nachmittags Regen und Gewitter.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Canna indica	*a*	1. Hälfte	21. VII. 8 h a. m.	75 qcm	0,350 g	12,000 g
		2. „	22. „ 2 h p. m.	75 „	0,440 g	
„	*b*	1. „	21. „ 8 h a. m.	75 „	0,354 g	13,067 g
		2. „	23. „ 1 h p. m.	75 „	0,452 g	
„	*c*	1. „	21. „ 8 h a. m.	75 „	0,3325 g	10,800 g
		2. „	23. „ 5 h p. m.	75 „	0,413 g	
„	*d*	1. „	21. „ 8 h a. m.	90 „	0,412 g	15,555 g
		2. „	24. „ 12 h	90 „	0,552 g	
Helianthus annuus	*a*	1. „	21. „ 8 h a. m.	75 „	0,245 g	26,933 g
		2. „	23. „ 5 h p. m.	75 „	0,447 g	
„	*b*	1. „	21. „ 8 h a. m.	75 „	0,234 g	32,800 g
		2. „	24. „ 12 h	75 „	0,480 g	

Zwei Blätter von *Helianthus* wurden am 22. Juli welk und mußten daher entfernt werden. Die anderen waren noch am Schluß des Versuches vollkommen frisch, zeigten jedoch in der Nähe des Spreitengrundes eine etwas gelblichere Färbung.

Die am Schluß des Versuches vorgenommene Stärkeuntersuchung ergab für *Helianthus* eine tiefschwarze Färbung, weniger schwarz war *Canna*, wo sich bei mikroskopischer Untersuchung reichlich Stärke in den Schließzellen und im Assimilationsgewebe fand. Epidermis und Wassergewebe waren stärkefrei.

XXXIV. Versuch vom 7.—10. Juli 1903.

Vorbereitung zum Versuch und Bedienung des Apparates wie üblich. Die Blätter schwammen direkt auf der den Kasten unten abschließenden Wasserfläche. Versuchsdauer 7. Juli 9 h a. m. bis 10. Juli 12 h.

Temperatur	am 7. Juli		am 8. Juli		am 9. Juli		am 10. Juli	
	im Freien	im Kasten	im Freien	im Kasten	im Freien	im Kasten	im Freien	im Kasten
7 h a. m.	13°		11,2°		13,2°		13,3°	
2 h p. m.	15,7°	18—25°	17,5°	15—25°	15,9°	17—20°	19,1°	18—22°
9 h p. m.	11°		13,4°		13,6°		17,2°	

Am 7. Juli: Früh Sonnenschein, dann bis 10 h 30 dunkle Wolken, darauf helle Bewölkung mit Sonne. Am 8. Juli: Vormittags bedeckter Himmel mit etwas Regen, nachmittags heller und zeitweilig Sonnenschein. Am 9. Juli: Fast andauernd dunkel bewölkt, dazwischen Regen, nur selten Sonnenschein. Am 10. Juli: Vormittags feiner Regen, abwechselnd mit hellerer Bewölkung und wenig Sonnenschein, nachmittags andauernd hell bewölkt und häufig Sonnenschein.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Nymphaea spec.	*a*	1. Hälfte	7. VII. 9 h a. m.	90 qcm	0,544 g	8,000 g
		2. „	7. „ 6 h p. m.	90 „	0,616 g	
„	*b*	1. „	7. „ 9 h a. m.	90 „	0,489 g	19,889 g
		2. „	8. „ 12 h	90 „	0,668 g	
„	*c*	1. „	7. „ 9 h a. m.	90 „	0,588 g	27,444 g
		2. „	8. „ 3 h p. m.	90 „	0,835 g	
„	*d*	1. „	7. „ 9 h a. m.	90 „	0,538 g	36,111 g
		2. „	9. „ 12 h	90 „	0,863 g	
„	*e*	1. „	7. „ 9 h a. m.	90 „	0,568 g	40,555 g
		2. „	9. „ 5 h p. m.	90 „	0,933 g	
„	*f*	1. „	7. „ 9 h a. m.	90 „	0,549 g	44,000 g
		2. „	10. VII 12 h	90 „	0,945 g	

Das Blatt vom 7. VII. 6 h p. m. wurde bei der Jodprobe schwarzbraun, bis auf einige Stellen, auf denen etwas Wasser gestanden hatte; sie blieben völlig hell. Diese Beobachtung veranlaßte mich, das Verhalten der Schließzellen von *Nymphaea* gegenüber Wasserbenetzung zu untersuchen. Haberlandt (5) gibt für *Nymphaea* an, daß alte Blätter bei Eintritt von Plasmolyse, die durch Glyzerin hervorgerufen wurde, keine Verengerung der Spalten zeigen, und zieht daraus den Schluß, daß die an und für sich enge Spalte in erster Linie neben der Ermöglichung der Luftzirkulation den Zweck hat, das Eindringen von Wasser zu verhüten, daß sie zur Regulierung der Transpiration aber nicht mehr in Anspruch genommen werde. Bei Benetzen mit Wasser zeigten nun sowohl junge, wie auch alte Blätter eine unter dem Mikroskop deutlich zu verfolgende Verengerung der Spalten, wodurch also ein Eindringen von Wasser in die Interzellularen noch in bedeutend höherem Maße verhindert wird.

Infolge dieser Beobachtung wurde die Blattoberseite der anderen Versuchsblätter sorgfältig vor Benetzung geschützt.

Weitere der Jodprobe unterworfene Blätter wurden glänzend schwarz, sodaß an der Färbung eine weitere Zunahme nicht mehr feststellbar war.

XXXV. Versuch vom 13.—17. August 1903.

Über die Versuchsanstellung gilt das Gesagte. Versuchsdauer vom 13. August 9 h 30 a. m. bis 17. August 8 h a. m.

Temperatur	am 13. Aug. im		am 14. Aug. im		am 15. Aug. im		am 16. Aug. im		am 17. Aug. im	
	Freien	Kasten	Freien	Kasten	Freien	Kasten	Freien	Kasten	Freien	Kasten
7 h a. m.	15,7°		11,2°		17,2°		14,6°		12,2°	
2 h p. m.	20,6°	20—25°	28,5°	22—27°	20,5°	18—22°	17,2°	20°	15,2°	18—20°
9 h p. m.	13,8°		17,2°		15,4°		12,1°		13°	

Am 13. August: Früh Sonne, dann bis 3 h p. m. zunehmende und zuletzt ziemlich starke Bewölkung, danach Aufhellung und Sonne. Am 14. Aug.: Intensiver Sonnenschein, sodaß sogar noch Weidendeckel zur Beschattung verwendet werden mußten. Am 15. Aug.: Bedeckter Himmel und Regen. Am 16. Aug.: Vormittag stark bewölkt, nachmittags heller und zuweilen Sonne. Am 17. Aug.: Stark bewölkt, Regen. Die Versuche wurden des anhaltend ungünstigen Wetters wegen daher um 8 h a. m. unterbrochen.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe der untersucht. Fläche	Gewicht d. Trockensubstanz	Zunahme pro 1 qm
Canna indica	*a*	1. Hälfte	13. VIII. 9 h 30 a. m.	75 qcm	0,378 g	7,333 g
		2. "	14. " 12 h	75 "	0,433 g	
"	*b*	1. "	13. " 9 h 30 a. m.	90 "	0,369 g	10,778 g
		2. "	16. " 11 h a. m.	90 "	0,466 g	
"	*c*	1. "	13. " 9 h 30 a. m.	75 "	0,378 g	14,400 g
		2. "	17. " 8 h a. m.	75 "	0,487 g	
Helianthus annuus	*a*	1. "	13. " 9 h 30 a. m.	90 "	0,253 g	9,778 g
		2. "	14. " 12 h	90 "	0,341 g	
"	*b*	1. "	13. " 9 h 30 a. m.	90 "	0,252 g	16,444 g
		2. "	16. " 11 h a. m.	90 "	0,400 g	
"	*c*	1. "	13. " 9 h 30 a. m.	90 "	0,253 g	20,111 g
		2. "	17. " 8 h a. m.	90 "	0,434 g	

Daß bei diesem Versuche bei *Helianthus* längst nicht die beim Versuch vom 21.—24. VII. erzielte Zunahme erreicht wurde, liegt wohl nur an den ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen.

IV B. Diskussion.

Stellen wir der Übersicht halber in folgender Tabelle nochmals die erhaltenen Resultate zusammen,

Pflanze	Beobachtete Zunahme		Differenz beider Zunahmen
	geringste	größte	
Arum italicum	5,000 g	8,125 g	3,125 g
Orchis pallens	2,230 g	13,125 g	10,895 g
Canna indica	7,333 g	15,555 g	8,222 g
Gentiana purpurea . . .	15,200 g	27,250 g	12,050 g
Verbascum nigrum . . .	8,500 g	26,667 g	18,167 g
Rumex obtusifolius . . .	11,667 g	30,167 g	19,500 g
Helianthus annuus . . .	9,778 g	32,800 g	23,022 g
Nymphaea spec.	8,000 g	44,000 g	36,000 g

so sehen wir (bei *Helianthus* und *Canna* sind, nebenbei bemerkt, beide Versuche berücksichtigt), daß

1. die Grenze der Anhäufung von Kohlehydraten bei Stärkeblättern bedeutend höher liegt als bei Zuckerblättern. Sie scheint sogar bei *Helianthus*, *Rumex* und *Nymphaea* mit der erhaltenen Zunahme noch nicht ganz erreicht zu sein.

2. die Grenze der Anhäufung bei Zuckerblättern im allgemeinen schneller erreicht wird als bei Stärkeblättern.

Infolgedessen sind natürlich die bei Berücksichtigung der ersten und letzten Beobachtung sich ergebenden Differenzen bei Stärkeblättern viel größer.

Dass dieser Unterschied in der Speicherungsfähigkeit bei unseren Versuchspflanzen nicht durch verschiedene Blattstärke bedingt wird, deren Einfluß nicht bestritten werden darf, wie die am Schluß angeführten Versuche mit Sonnen- und Schattenblättern lehren, geht aus der auf S. 474 angeführten Tabelle hervor, wo für einige der hier verwendeten Blätter das durchschnittliche Trockensubstanzgewicht eines Quadratmeters Blattfläche angegeben ist.

Für *Arum italicum* beträgt danach das Durchschnittsgewicht 1 qm Blattfläche 36,750 g, für *Canna indica* 44,125 g, für *Rumex obtusifol.* 40,586 g, für *Verbascum nigrum* 40,780 g, für *Helianthus annuus* 33,317 g. Die Grenze der Anhäufungsfähigkeit liegt aber

für *Arum* bei 8,125 g,
„ *Canna* „ 15,555 g,
„ *Rumex* „ 30,167 g,
„ *Verbascum* „ 26,667 g,
„ *Helianthus* „ 32,800 g,

steht mithin durchaus nicht in einfacher Beziehung zur Trockensubstanz und somit auch nicht zur Blattstärke.

Schließlich kann noch erwähnt werden, dass alle untersuchten Zuckerblätter früher oder später Stärke bildeten, wenn auch teilweise nur in sehr geringer Menge. Nur bei *Allium Cepa* konnte auch an abgeschnittenen, in CO_2-reicher Luft stehenden Blättern keine Stärkebildung, außer in der Gefäßbündelscheide, beobachtet werden. Auch an einer Pflanze, die mit dem Topfe, in dem sie sich befand, vier Tage der kohlensäurereichen Luft des Kastens ausgesetzt wurde, konnte weder eine Bildung von Stärke in den Schließzellen, im chlorophyllhaltigen Gewebe, in der Zwiebel, noch eine Vermehrung der Stärke in der Gefässbündelscheide beobachtet werden.

V. Welche Rolle spielt die Wasserversorgung bei der Assimilation der untersuchten Pflanzen?

Von den Faktoren, die unter natürlichen Verhältnissen hauptsächlich die Größe und den Verlauf der Assimilation beeinflussen, sind folgende anzuführen:

1. Die spezifischen Fähigkeiten der Chloroplasten der verschiedenen Pflanzen,
2. Die Anzahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit,
3. Die Lichtintensität,
4. Die Wärme,
5. Die Größe der Ausfuhr,
6. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft und die Wasserversorgung.

Die verschiedenen Fähigkeiten der Chloroplasten bedingen es, daß in dem einen Falle fast ausschließlich Zucker gebildet, im andern derselbe sehr bald zu Stärke kondensiert wird, und damit zugleich eine Herabminderung in der Konzentration des Zellsaftes eintritt. Es wird somit in letzterem Falle die Bildung neuer Zuckermengen ermöglicht und erleichtert. Vielleicht spielt bei dem schnellen Anstieg, der in der Assimilationskurve bei Zuckerblättern beobachtet wurde, auch der Chlorophyllapparat eine ausschlaggebende Rolle; denn es wäre immerhin denkbar, daß ein Chlorophyllkorn, in dem keine Stärkebildung eintritt, energischer assimilieren kann und so schnell die höchst mögliche Zuckerkonzentration herbeiführt, die dann einer weiteren Assimilation hindernd entgegen-

steht, weil hier die Stärkebildung überhaupt nicht oder nur sehr schwer eintritt. Daß die obere Grenze der Zuckeranhäufung im allgemeinen bald erreicht wird, dafür spricht auch der schnelle Eintritt der Stärkebildung bei Stärkeblättern, denn auch bei letzteren ist eine bestimmte Zuckerkonzentration erforderlich. Durch die nun einsetzende Stärkebildung werden die Chlorophyllkörner in ihrer Funktion behindert, so daß die Zunahme verlangsamt wird. Die bei Zuckerblättern so viel höher liegende Grenze ermöglicht daher bei diesen den sehr schnellen Anstieg der Assimilationskurve, dadurch wird jedoch bald eine obere Grenze erreicht, welche nur wenig oder gar nicht überschritten werden kann, falls nicht doch geringe Stärkebildung eintritt (*Musa*, *Canna*). Die Anzahl der Spaltöffnungen kann bei sonst gleichen Bedingungen eine Begünstigung oder Beeinträchtigung des Gaswechsels und damit der Assimilationsgröße herbeiführen, kann aber nicht das Vorhandensein oder Fehlen einer Assimilationskurve bedingen. Daß aber auch in unserem Falle die in den ersten Stunden so verschiedene Größe der Zunahme an Kohlehydraten nicht durch eine entsprechende Verschiedenheit in der Anzahl der Spaltöffnungen bedingt wird, geht aus der oben (p. 478) mitgeteilten Tabelle hervor.

Die verschiedene Lichtintensität übt allerdings einen sehr merklichen Einfluß auf die Zunahme an Kohlehydraten aus, kann aber nicht die bei Stärkeblättern gerade zur Zeit der größten Lichtintensität eintretende Abnahme an Kohlehydraten und ebensowenig die abends bei abnehmender Lichtintensität häufig zu verzeichnende Zunahme erklären.

Der Einfluß der Wärme ist von Kreusler (7) an abgeschnittenen Pflanzenteilen studiert worden. Die durch Temperaturschwankungen bedingten Änderungen in der Assimilationsintensität eines Brombeerzweiges veranschaulicht er auf p. 747 durch folgende Zahlenreihe. Es ist dabei die bei 2,3° beobachtete Assimilation gleich 1 gesetzt.

Temperatur	Assimilation
2,3°	1
7,5°	1,7
11,3°	2,4
15,8°	2,8
20,6°	2,6
25,0°	2,9
29,3°	2,4

Temperatur	Assimilation
33,0°	2,4
37,3°	2,3
41,7°	2,0
46,6°	1,3

Wir sehen daraus, daß innerhalb der bei unseren Versuchen in Frage kommenden Temperaturen, etwa 11,3° bis 29,3°, die Schwankungen in der Assimilationsenergie nicht zu bedeutende sind. Weiter wird nach seiner Angabe auf derselben Seite das Optimum der Temperatur sehr beeinflußt von dem Alter der Blätter und von der Wasserversorgung.

Bevor wir jedoch auf letztere eingehen, mag noch der Einfluß der Ausführung einige Berücksichtigung finden.

Durch die Ausführung wird in allen Fällen eine Verminderung der Kohlehydrate in den Zellen und damit zugleich eine Begünstigung der weiteren Assimilation herbeigeführt werden müssen.

Wäre nun die Ausführung eine wechselnde, so könnte hierdurch vielleicht das Zustandekommen einer Assimilationskurve erklärt werden.

Die zu den verschiedensten Tagesstunden angestellten Ausführungsbestimmungen haben jedoch zu dem Resultate geführt, daß, abgesehen von den ersten Stunden der Belichtung, die Ausführung am ganzen Tage ziemlich konstant ist, sodaß also durch sie die Schwankungen in der Assimilation nicht bedingt sein können.

Die Atmung, die bei sämtlichen Versuchen außer acht gelassen wurde, soll auch hier übergangen werden, und so bliebe noch der Einfluß der Luftfeuchtigkeit und der Wasserversorgung zu besprechen. Auf ihn hat besonders wiederum Kreusler (6) hingewiesen. Feuchte Luft erhöht die Gleichmäßigkeit und Dauer der Assimilation. Wird durch stärkere Verdunstung der Feuchtigkeitsgehalt vermindert, so kann den Untersuchungen Kreuslers zufolge bei *Carpinus* die Assimilation sofort sistiert werden. In seiner 1887 veröffentlichten Arbeit (7), wo er das verschiedene Verhalten alter und junger Zweige rücksichtlich der Assimilationsfähigkeit auf den verschiedenen Wassergehalt und die ungleiche Wasserversorgung zurückführt, spricht er es direkt aus, daß man, solange der Wassergehalt und der Wasserersatz nicht vollkommen in Betracht gezogen werden, von einer spezifischen Assimilationsenergie der Pflanze an und für sich, resp. für eine gegebene Temperatur nicht sprechen kann.

Dem Wassergehalte und dem Wasserersatz muß auch wohl bei unseren Beobachtungen in dem einen Falle das Auftreten, in dem andern das Fehlen einer Assimilationskurve zugeschrieben werden. Die Blätter saccharophyller Pflanzen geben infolge ihres hohen Zuckergehaltes das aufgenommene Wasser viel schwerer ab als Stärkeblätter, daher genügt der ihnen zur Verfügung stehende Wasserersatz, auch wenn er gering ist, vollkommen, um auch an heißen Tagen das Offenbleiben der Spaltöffnungen zu ermöglichen. Die Assimilation kann also ungehindert vor sich gehen, d. h. in diesem Falle auf der schon früh erreichten Höhe erhalten werden. Bei Stärkeblättern hingegen ist an heißen Tagen die Verdunstung zu erheblich, als daß der durch sie entstandene Wasserverlust sofort ersetzt werden könnte; die notwendige Folge ist daher, daß ein teilweiser Spaltöffnungsverschluß eintritt, der die Assimilationsgröße herabsetzt. Für die Assimilationsleistung ist es dabei gleichgültig, ob durch erhöhte Wasserzufuhr oder vermehrte Luftfeuchtigkeit der Pflanze der normale Wassergehalt bewahrt bleibt. Hieraus ließe sich erklären, daß des Abends, wo mit sinkender Temperatur zugleich eine Erhöhung der relativen Luftfeuchtigkeit eintritt, event. wieder ein Öffnen der vorher geschlossenen Spalten und damit ein Ansteigen in der Assimilation eintreten kann.

Für die Richtigkeit dieser Annahme sprechen auch die Beobachtungen von Francis Darwin (3) über die tägliche Periodizität der Spaltöffnungsbewegung. Das benutzte Hornhygroskop verläßt morgens den Nullpunkt, um zunächst schnell, dann langsam zu steigen. Es bleibt dann in einigen Fällen in gleicher Höhe, bis am Abend ein schnelles Sinken eintritt; in anderen Fällen ist das Steigen ein ganz allmähliches bis zum höchsten Punkt zwischen 11 h a. m. und 3 h p. m. Da ich vermutete, daß bei Stärkeblättern eben jener Wassermangel die Kurve bedingt, so stellte ich einen Versuch in der Weise an, daß an derselben *Rumex*-Pflanze eines von zwei vorher verdunkelten Blättern an einem heißen Tage etwa alle zehn Minuten mit einer Gartenspritze fein überbraust wurde, während das andere direkt der Sonne ausgesetzt wurde.

XXXVI. Versuch am 29. Mai 1903.

Die Blätter waren am 28. Mai verdunkelt worden und beim Versuchsbeginn stärkefrei bis auf die Schließzellen; sie blieben an der Pflanze. Versuchsdauer von 9 h a. m. bis 12 h, Temperatur

7 h a. m 14,8°, 2 h p. m. 28,2°, 9 h p. m. 18,5°; Maximum 28,8°, Minimum 9,4°; Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 84, 2 h p. m. 35, 9 h p. m. 62; ununterbrochener Sonnenschein, gegen 11 h a. m. wenige helle Wolken am Himmel.

Pflanze	Blatt	Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Zunahme pro 1 qm
Rumex obtus.	*a* 1. Hälfte	9 h	60 qcm	0,171 g	in 3 Stdn.
(feucht)	*b* 2. „	12 h	60 „	0,189 g	3,000 g
Rumex obtus.	*a* 1. „	9 h	60 „	0,230 g	in 3 Stdn.
(trocken)	*b* 2. „	12 h	60 „	0,237 g	1,167 g

Da durch das Spritzen die Verdunstung des Blattes stark herabgemindert wurde, so genügte das dem Blatte zugeführte Wasser, um die Spalten offen zu erhalten, und der Versuch demonstriert in klarer Weise den Einfluß des Wassers auf das Zustandekommen einer Assimilationskurve.

Dieser Versuch führte mich dazu, mit *Nymphaea* zu operieren, denn hier durfte sich nach den bisherigen Erfahrungen auch keine Kurve zeigen, da ein Wassermangel bei den Versuchspflanzen nicht eintreten konnte.

Der am 29. Juni angestellte Versuch XXI entspricht den Erwartungen vollkommen. Trotz der hohen Temperatur, die ein Maximum von 31,2° erreichte, ist von früh 8 h bis abends 6 h eine fortlaufende Zunahme in der Assimilation zu verzeichnen, die allerdings insofern auch den Einfluß der hohen Temperatur erkennen läßt, als die stündliche Zunahme am Morgen und gegen Abend größer ist als in der dazwischen liegenden Zeit. Nun könnte man hier vielleicht einwenden, daß eine Kurve deswegen nicht zu erkennen ist, weil nach Haberlandt (5) die Funktionsfähigkeit der Spaltöffnungen ziemlich erloschen ist, somit auch bei großer Hitze die Spalten geöffnet bleiben und die Assimilation ihren ungestörten Fortgang nehmen kann. Da kam mir nun die feuchte Witterung in den ersten Tagen des Juli zustatten. Es wurden am 8. und 10. Juli an Tagen mit relativ hoher Luftfeuchtigkeit und wenig intensiver Sonne mit *Petasites* und *Rumex*, die sonst eine schön ausgeprägte Kurve (siehe Versuch XXII vom 3. Juli und XIV vom 28. Mai) zeigten, Versuche angestellt (siehe Versuch XXII und XXIII). Der Boden war infolge häufigen Regens mit Wasser gesättigt, beide Pflanzen zeigten bis nachmittags 4 h resp. 6 h eine andauernde Zunahme, was mir zur Genüge zu beweisen scheint,

daß der Wassergehalt resp. sein Wechsel oder seine Beständigkeit in erster Linie den verschiedenen Verlauf der täglichen Assimilationskurve bei den Stärke- und Zuckerblättern bedingt.

VI. Zusammenfassung.

1. In der Produktion an Kohlehydraten im Verlaufe eines Tages stehen die Zuckerblätter fast ausnahmslos hinter den Stärkeblättern zurück.

2. Zuckerblätter erreichen schnell das Maximum der Assimilation, auf dem sie bei gleichmäßiger Beleuchtung bis gegen Abend verharren. Stärkeblätter zeigen je nach den Umständen (Temperatur, Wasserversorgung) ein verschiedenes Verhalten. Entweder erreichen sie zwischen etwa 11 h a. m. und 2 h p. m. ihr Maximum, von dem sie dann heruntergehen, um ev. später wieder etwas zu steigen, oder sie zeigen eine stetige Zunahme bis zum Abend hin.

3. Die Grenze für die Anhäufung von Kohlehydraten liegt bei Zuckerblättern niedriger und wird eher erreicht als bei Stärkeblättern.

4. Das verschiedene Verhalten der Zucker- und Stärkeblätter hinsichtlich ihrer stündlichen Assimilation scheint in erster Linie von dem wechselnden Wassergehalt und der Schnelligkeit des Wasserersatzes abhängig zu sein.

VII. Über die assimilatorische Leistungsfähigkeit von Schatten- und Sonnenblättern.

Es mögen an dieser Stelle einige Beobachtungen angereiht werden, die dem eigentlichen Thema der Arbeit zwar etwas ferner liegen, aber trotzdem nicht ohne Interesse sein dürften.

Herr Professor Stahl veranlaßte mich, gelegentlich einige vergleichende Assimilationsversuche mit Schatten- und Sonnenblättern anzustellen. Ohne hier weiter auf die vielumstrittene Frage der Ursachen der Entstehung und der Bedeutung der Sonnen- und Schattenblätter näher eingehen zu wollen, mögen nur zwei Arbeiten Erwähnung finden. Zunächst die von Géneau de Lamarlière (9).

Dieser Forscher untersuchte die assimilatorische Leistung bei Sonnen- und Schattenblättern. Er bestimmte die ccm Kohlensäure, die Schatten- und Sonnenblätter derselben Pflanzenart in direktem Sonnenlicht und in diffusem Lichte zersetzten, und fand, daß

Sonnenblätter unter sonst gleichen Bedingungen immer den Schattenblättern voraus sind. Auf gleiche Zeiteinheit, 1 qcm Blattfläche und 1 ccm Kohlensäure berechnet, erhält er, um nur ein Beispiel anzuführen, folgende Zahlen, wenn a das Sonnenblatt, b das Schattenblatt bezeichnet und die ersten Zahlen der schwächeren Lichtintensität entsprechen:

Buche	a)	0,038 ccm	0,081 ccm
	b)	0,024 „	0,068 „

E. Küster (8) faßt die Schattenblätter als Gewebshypoplasien auf. Sie bleiben nach ihm auf einem jugendlichen Entwicklungsstadium stehen. Der Grund für diese geringe Gewebsausbildung soll hauptsächlich in der mangelnden Nährstoffzufuhr liegen, die eine Folge der geringen Verdunstungsgröße der Schattenblätter ist. So kommt Küster, die Schattenblätter für Hemmungsbildungen erklärend, auf p. 52 zu dem allgemeinen Schluß:

„Alles in allem genommen, scheinen mir die bisher bekannten Gewebshypoplasien nicht geeignet zu sein, um an ihnen die Befähigung der Pflanzen zu selbstregulatorischer Anpassung an ungünstige äußere Verhältnisse zu erweisen.“

Dieser Schluß Küsters und seine in demselben Abschnitt getane Äußerung, daß bis jetzt eine Begünstigung der Schattenblätter vor den Sonnenblättern hinsichtlich ihrer Assimilationsgröße nicht festgestellt worden sei, veranlaßten mich zunächst, näher zu untersuchen, ob in direktem Schatten bei genügend langer Expositionszeit nicht ein Unterschied bei beiden Arten der Blätter resultieren würde. Es wurde zunächst mit abgeschnittenen Blättern, deren vorherige Behandlung der bei den anderen Versuchen entsprach, operiert. Die Blätter kamen unter eine Glasglocke, die zu einem kleinen Apparate gehörte, der entsprechend dem eingangs beschriebenen konstruiert war.

Der ganze Apparat wurde in einem nach Norden gerichteten Fenster aufgestellt; eine vierstündige Expositionszeit an einem trüben Tage, innerhalb welcher die Luft unter der Glocke zweimal erneuert wurde, erwies sich als nicht genügend, so daß bei den folgenden Versuchen die Versuchsdauer bedeutend verlängert wurde.

Versuch vom 6. Juli 8 h a. m. bis zum 7. Juli 2 h 30 p. m.

Es wurden Schatten- und Sonnenblätter von *Sambucus nigra* und *Juglans regia* verwendet, die bei dem Versuchsbeginn bis auf die Schließzellen stärkefrei waren.

Nach Verlauf von drei Stunden wurde immer eine Stunde lang 5—6 % CO_2 enthaltende Luft durch die Glocke geleitet, so daß eine vollkommene Lufterneuerung eintrat.

Der Himmel war innerhalb der Versuchszeit meist stark bewölkt, so daß nur ein Licht von sehr geringer Intensität in dem Versuchszimmer herrschte, dessen Fenster alle nach Norden gerichtet waren.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche qcm	Gewicht der Trockensubstz. g	Gewicht der Trockensubstz. von 1 qm g	Zunahme pro 1 qm g	Zunahme in Gewichtsprozt. %
Sambucus nigra (Schattenblatt)	*a*	1. Hälfte	6. VII. 8 h a. m.	69,20	0,122	17,630	4,699	26,653
		2. „	7. „ 2 h 30 p. m.	61,83	0,138	22,329		
Sambucus nigra (Sonnenblatt)	*a*	1. „	6. „ 8 h a. m.	52,83	0,228	43,157	5,142	11,915
		2. „	7. „ 2 h 30 p. m.	56,73	0,274	48,299		
Juglans regia (Schattenblatt)	*a*	1. „	6. „ 8 h a. m.	54,10	0,137	25,323	4,437	17,522
		2. „	7. „ 2 h 30 p. m.	54,10	0,161	29,760		
Juglans regia (Sonnenblatt)	*a*	1. „	6. „ 8 h a. m.	78,96	0,4665	59,144	4,550	7,693
		2. „	7. „ 2 h 30 p. m.	79,60	0,507	63,694		

Ehe auf die erhaltenen Resultate näher eingegangen wird, mag erst noch ein Versuch ausgeführt werden, der mit Blättern derselben Art unter sonst gleichen Bedingungen in direktem Sonnenlicht ausgeführt wurde.

Versuch am 14. Juli 1903.

Versuchsdauer von 7 h 30 a. m. bis 2 h 30 p. m. Temperatur im Kasten 20—27°. Sonne nur zuweilen durch Wolken verdeckt.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche qcm	Gewicht der Trockensubstz. g	Gewicht der Trockensubstz. von 1 qm g	Zunahme pro 1 qm g	Zunahme in Gewichtsprozt. %
Sambucus nigra (Schattenblatt)	*a*	1. Hälfte	7 h 30 a. m.	58,01	0,119	20,514	in 7 Std.	in 7 Std.
		2. „	2 h 30 p. m.	59,12	0,152	25,710	5,196	25,324
Sambucus nigra (Sonnenblatt)	*a*	1. „	7 h 30 a. m.	46,93	0,170	36,224	in 7 Std.	in 7 Std.
		2. „	2 h 30 p. m.	43,67	0,190	44,883	8,659	23,906

(Fortsetzung der Tabelle.)

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche qcm	Gewicht der Trockensubstz. g	Gewicht der Trockensubstz. von 1 qm g	Zunahme pro 1 qm g	Zunahme in Gewichtsprozt. %
Juglans regia	a	1. ,,	7 h 30 a. m.	123,75	0,212	17,132	in 7 Std.	in 7 Std.
(Schattenblatt)		2. ,,	2 h 30 p. m.	128,68	0,261	20,283	3,151	18,392
Juglans regia	a	1. ,,	7 h 30 a. m.	85,58	0,433	50,597	in 7 Std.	in 7 Std.
(Sonnenblatt)		2. ,,	2 h 30 p. m.	92,99	0,551	59,253	8,656	17,108

Vergleicht man nun die erhaltenen Resultate, so ergibt der im Schatten angestellte Versuch auf die Flächeneinheit bezogen für Sonnen- und Schattenblätter etwa eine gleiche Zunahme, während auf Trockensubstanz berechnet die Schattenblätter die Sonnenblätter durch eine mehr als doppelt so hohe Assimilationsgröße übertreffen. Dieses Ergebnis, welches direkt den Annahmen Küsters (8) widerspricht, ist vielleicht auf folgende Weise zu erklären. Bei der stark herabgeminderten Lichtintensität wird es nur einer verhältnismäßig dünnen Schicht von Blattsubstanz ermöglicht, ihre assimilatorische Tätigkeit auszuüben. Die Dicke der Schattenblätter genügt vollkommen, um das schwache Licht ganz auszunützen. Die Sonnenblätter sind, wie die später angeführten, für diesen besonderen Fall unternommenen Messungen ergaben, fast doppelt so stark; es wird aber bei ihnen auch nur das Blatt bis in eine Tiefe, die der bei den Schattenblättern entspricht, zur Assimilation befähigt. Es muß mithin auf dieselbe Fläche berechnet die Zunahme etwa eine gleiche sein; denn der Chlorophyllgehalt, der hierbei eine Rolle spielen würde, ist wohl kaum bei Schattenblättern so bedeutend geringer, daß er ins Gewicht fallen könnte, ja bei vielen Pflanzen sind die im Schatten gewachsenen Blätter bedeutend dunkler gefärbt, als die der direkten Sonne ausgesetzten, so z. B. bei *Sambucus nigra*, was nicht allein durch Umlagerung der Chlorophyllkörner bedingt sein kann.

Bei Sonnenblättern liegt nun aber unter den funktionsfähigen Zellen eine fast ebenso starke Zellenlage, die infolge Lichtmangels in Untätigkeit verharren muß; sie in erster Linie und der massivere Bau der Sonnenblätter an sich bedingen es, daß auf Trockensubstanz berechnet die Sonnenblätter den Schattenblättern soweit nachstehen.

Anders werden die Verhältnisse bei dem Versuch in direktem Sonnenlicht. Hier ergibt der siebenstündige Versuch bei Sonnenblättern eine bedeutend stärkere Zunahme pro Flächeneinheit. Auf Trockensubstanz berechnet bleiben die Sonnenblätter jedoch noch etwas hinter den Schattenblättern zurück. Zur Erklärung ließe sich vielleicht folgendes anführen:

Die Schattenblätter, deren Zunahme, sowohl auf die Fläche wie auf die Trockensubstanz berechnet, ziemlich genau mit der beim Schattenversuch erhaltenen übereinstimmt (die kleinen Differenzen können wohl ohne Bedenken der verschieden starken Ausbildung der benutzten Blätter zugeschoben werden), werden fast das Maximum der Stärkeanhäufung erreicht haben, wenigstens spricht dafür die übereinstimmende Zunahme bei beiden Versuchen.

Bei den Sonnenblättern ist dies infolge der größeren Dicke vielleicht noch nicht ganz der Fall, da sie dann auf Trockensubstanz berechnet wohl eine gleich hohe Zunahme zeigen würden wie die Schattenblätter. Es kann jedoch auch schon diese Grenze erreicht sein, und das geringe Zurückbleiben hinter den Schattenblättern wäre dann auf Rechnung des schon vorher erwähnten massiveren Baues des Sonnenblätter zu setzen.

Aus diesen beiden unter den extremsten Bedingungen angestellten Versuchen geht deutlich der Vorteil hervor, der durch Ausbildung von Schattenblättern den betreffenden Pflanzen erwächst. Er liegt anscheinend, soweit es wenigstens die Assimilation und Ausnutzung des Lichtes anlangt, nicht so sehr begründet in der Art der Ausbildung der einzelnen Zellen, ob sie als Pallisaden- oder Schwammzellen auftreten, als in der Art der Orientierung der einzelnen Zellen untereinander, ob sie in dicker Schicht über- oder in breiter Lage nebeneinander gelagert sind. Unterstützt wird dieser im Blattbau begründete Vorteil durch die Fähigkeit der Chlorophyllkörner in diffusem Licht Flächenstellung einzunehmen.

Auf diese Weise wird in den Schattenblättern mit wenig Trockensubstanz eine große, verhältnismäßig dünne Fläche dem Lichte dargeboten, die aber genügt, um die geringe, ihr zur Verfügung stehende Lichtintensität voll auszunutzen.

Nebenbei bemerkt, zeigen Schattenblätter in den allermeisten Fällen eine viel bedeutendere Flächenentwicklung als Sonnenblätter, können in dieser Beziehung also nicht als Hemmungsbildungen angesehen werden. Im Sonnenlicht würde ein solches Blatt, von allen

anderen Funktionen abgesehen, für die Assimilation den Nachteil haben, daß ein Teil des Lichtes unbenützt bleiben muß. Hier kann, ohne daß Materialverschwendung eintritt, das dickere Sonnenblatt mehr leisten.

So scheinen diese Versuche doch den Beweis zu erbringen für eine Befähigung der Pflanzen zu selbstregulatorischer Anpassung an wechselnde ungünstige äußere Verhältnisse.

Wenn nun zwar solche unter ganz extremen Bedingungen gewonnenen Zahlen ein sehr deutliches Bild von den vorhandenen Unterschieden ergeben, so können doch die aus ihnen gezogenen Schlüsse mit Recht angezweifelt werden hinsichtlich ihrer Übertragung auf natürliche Verhältnisse. Daher erschien es angezeigt, auch noch an der Pflanze selbst einen Versuch anzustellen. Bevor jedoch auf denselben eingegangen werden soll, mögen erst die an Schatten- und Sonnenblättern von *Sambucus nigra* und *Juglans regia* vorgenommenen Messungen angegeben werden. Die gemessenen Teile entstammten jedesmal möglichst der Mitte der einzelnen Blatthälften.

Blatt	Blattdicke	Epidermis der Oberseite	Pallisaden-parenchym	Schwamm-parenchym	Epidermis der Unterseite
Juglans (Sonnenblatt) . .	188,03 μ	10,35 μ	114,12 μ	52,75 μ	10,35 μ
„ (Schattenblatt) . .	103,50 μ	10,35 μ	45,85 μ	35,50 μ	10,35 μ
Sambucus (Sonnenblatt) . .	217,35 μ	25,875 μ	87,25 μ	83,80 μ	19,97 μ
„ (Schattenblatt) .	142,20 μ	22,40 μ	nicht zu trennen 82,975 μ		17,25 μ

Versuch am 13. August 1903.

Zum Versuch wurden nur Blätter von *Juglans regia* verwendet. Sonnen- und Schattenblätter befanden sich an demselben Baum, sie waren bei Beginn des Versuches bis auf die Schließzellen stärkefrei. Versuchsdauer von 8 h a. m. bis 6 h p. m. Temperatur 7 h a. m. 15,7°, 2 h p. m. 20,6°, 9 h p. m. 13,8°. Maximum 22,5°, Minimum 13,5°. Luftfeuchtigkeit: Relative 7 h a. m. 76, 2 h p. m. 56, 9 h p. m. 88. Früh Sonne, dann helles bis dunkles Gewölk. Von 1 h bis 3 h p. m. stärkere Bewölkung, dann hell und Sonne.

Die Ausführung wurde nur einmal bestimmt, so daß hier leider kein Durchschnittswert angegeben werden kann.

Pflanze	Blatt		Zeit der Untersuchung	Größe d. untersuchten Fläche	Gewicht der Trockensubstz.	Gewicht der Trockensubstz. von 1 qm	Zunahme pro 1 qm	Zunahme in Gewichtsprozenten	Durchschn. Zunahme in 10 Std. pro 1 qm	Durchschn. Zunahme in 10 Std. in Gew.-proz.	Ausführung in Gewichtsproz. für 10 Stunden	Gesamtleistung in Proz. für 10 Stunden
				qcm	g	g	g	%	g	%	%	%
Juglans regia (Sonnenblatt)	*a*	1. Hälfte	8 h	62,95	0,382	60,681	in 4 Std.	in 4 Std.	4,507	7,714	12,910	20,624
		2. „	12 h	63,43	0,405	63,851	3,170	5,224				
„	*b*	1. „	8 h	55,54	0,327	58,876	in 6 Std.	in 6 Std.				
		2. „	2 h	55,54	0,3465	62,386	3,510	5,962				
„	*c*	1. „	8 h	66,29	0,3795	57,240	in 8 Std.	in 8 Std.				
		2. „	4 h	63,35	0,393	62,035	4,795	8,376				
„	*d*	1. „	8 h	55,30	0,311	56,237	in 10 Std.	in 10 Std.				
		2. „	6 h	55,94	0,321	57,383	1,146	2,038				
Juglans regia (Schattenblatt)	*a*	1. „	8 h	39,76	0,0875	21,881	in 4 Std.	in 4 Std.	1,446	6,307	14,015	20,322
		2. „	12 h	44,54	0,106	23,779	1,918	8,766				
„	*b*	1. „	8 h	42,71	0,102	23,882	in 6 Std.	in 6 Std.				
		2. „	2 h	42,71	0,1015	23,882	0,000	0,000				
„	*c*	1. „	8 h	66,22	0,1605	24,161	in 8 Std.	in 8 Std.				
		2. „	4 h	68,21	0,169	24,776	0,615	2,546				
„	*d*	1. „	8 h	53,47	0,1215	22,630	in 10 Std.	in 10 Std.				
		2. „	6 h	58,17	0,140	24,067	1,437	6,350				

Die Resultate dieses Versuches bestätigen die Richtigkeit der Schlüsse, die aus denjenigen mit den abgeschnittenen Blättern gezogen worden sind, so daß hier eine weitere Erklärung erspart werden kann.

Das starke Sinken bei den Schattenblättern zwischen 12 und 2 h p. m. wird wahrscheinlich eine Folge der um diese Zeit etwas starken Bewölkung sein, die auf Sonnenblättern durchaus nicht in gleicher Weise einzuwirken braucht. Daß die erhaltenen Resultate, je nach der Lichtintensität sich bald zugunsten der Sonnen-, bald zugunsten der Schattenblätter verschieben werden, ist natürlich selbstverständlich.

Literatur-Verzeichnis.

1. Böhm, Über Stärkebildung aus Zucker. Botan. Ztg. 1883, Heft 3 u. 4.
2. Broocks, Über tägliche und stündliche Assimilation einiger Kulturpflanzen. Inaug.-Diss. Halle-Wittenberg 1892.
3. Darwin, Francis, Observations on stomata. Proceedings of the Royal Society, Vol. I, L. XIII, p. 413—417.

4. Fischer, Hugo, Über Stärke und Inulin. Beihefte zum Botan. Zentralblatt, Bd. XII, Heft 2.
5. Haberlandt, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887.
6. Kreusler, Über eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Atmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussende Momente. Landwirtschaftl. Jahrb. 1885, Bd. XIV.
7. Ders., Beobachtungen über die Kohlensäureaufnahme und -ausgabe der Pflanzen. Landwirtschaftl. Jahrb. 1887, Bd. XVI.
8. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. Fischer, Jena 1903.
9. de Lamarlière, Sur l'assimilation comparée des plantes de même espèce developpées au soleil ou à l'ombre. Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris, 1892, No. 9.
10. Mayer, Arthur, Über die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. Botan. Ztg. 1885, No. 27, p. 299.
11. Overton, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1899, Bd. XXXIII, p. 171.
12. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Leipzig, Engelmann, Bd. I, 1897.
13. v. Sachs, Beitrag zur Kenntnis der Ernährungstätigkeit der Blätter. Arbeiten des Botan. Instit. zu Würzburg 1884.
14. Saposchnikoff, Über die Grenzen der Anhäufung der Kohlehydrate in den Blättern der Weinrebe und anderer Pflanzen. Berichte der Deutschen botan. Gesellsch. 1891, Bd. IX, p. 293—300.
15. Ders., Beiträge zur Kenntnis der Grenzen der Anhäufung von Kohlehydraten in den Blättern. Berichte d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1893, Bd. XI, p. 391—392.
16. Schimper, Über Bildung und Wanderung von Kohlehydraten in Laubblättern. Botan. Ztg. 1885.
17. Stahl, Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jena, G. Fischer 1883.
18. Ders., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Botan., 1900, Bd. XXXIV, Heft 4.
19. Weber, Über spezifische Assimilationsenergie. Inaug.-Diss. Würzburg 1879.
20. Winkler, Untersuchung über die Stärkebildung in den verschiedenen Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. XXXIII.

Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane.

Von

Georg Hering.

Mit 5 Textfiguren.

Einleitung.

In der Reihe der äußeren Faktoren, die auf die Wachstumstätigkeit des pflanzlichen Organismus einen regulierenden Einfluß ausüben, nimmt die Schwerkraft eine Sonderstellung ein[1]). Sie unterscheidet sich in ihrer konstanten Wirkungsweise von den übrigen, in erheblichen Grenzen schwankenden äußeren Einflüssen. Außerdem ist sie nie, wie Wärme, Licht und andere Agentien, diffus oder einseitig, sondern immer nur in der Lotrichtung wirksam. Durch diese Wirkungsweise bedingt sie, abgesehen von barymorphotischen Reizerfolgen[2]), diejenigen Orientierungsreize, deren Folgeerscheinungen wir unter dem Begriff der geotropischen Bewegungen zusammenfassen. Ihre Auslösung hat die Einstellung positiv oder negativ geotropischer Organe (die transversalgeotropischen sollen hier außer acht gelassen werden) in die entsprechende Ruhelage parallel zur Lotrichtung zur Folge. Es entstand nun die Frage, ob die Schwerkraft, die bei einer Ablenkung der Pflanzen von der Vertikalstellung eine Wachstumsbewegung auslöst, auch in der Ruhelage parallel zur Lotrichtung irgend einen Einfluß auf das Wachstum der Pflanzen ausübt.

Für positiv geotropische Organe sprach Sachs[3]) die Annahme aus, daß nur dann ein Einfluß auf das Längenwachstum stattfinde,

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., II. Bd., p. 124.

2) Pfeffer, l. c., p. 124. Ferner: Über den Anteil der Schwerkraft an der Ausbildg. inhärenter polarer Eigenschaften, a. a. O. Kap. VII. Hofmeister, Allg. Morphologie 1868, p. 579.

3) Sachs, Lehrbuch d. Botanik, IV. Aufl., p. 811.

wenn die Schwerkraftsrichtung die Längsachse des Organs unter irgend einem Winkel schneidet, und zwar um so mehr, je mehr sich dieser Winkel einem Rechten nähert. Sachs nimmt also an, daß bei vertikal-normaler und bei diametral-entgegengesetzter, also inverser Lage kein Einfluß der Schwerkraft auf das Wachstum eines Organs stattfindet.

Mit dieser Frage haben sich eine Anzahl von Forschern beschäftigt.

In der Normallage ergab, nach Untersuchungen von Fr. Schwarz[1]), sowie von Elfving[2]), eine Steigerung der Gravitation keine bemerkenswerte Beeinflussung des Wachstums, wenigstens zeigten Pflanzen unter normalen Bedingungen und solche, die einer Zentrifugalwirkung bis zum fünfzigfachen Werte der Schwerkraft ausgesetzt wurden, keinen Unterschied im Zuwachs.

Ähnliches stellte Mottier[3]) bei Versuchen mit Maiswurzeln fest.

Bei Versuchen mit Keimpflanzen konnte ferner Fr. Schwarz[4]) keine Veränderung der normalen Wachstumsschnelligkeit beobachten, als er sie in horizontaler Lage am Klinostaten wachsen ließ, somit die Angriffsrichtung der Schwerkraft senkrecht gegen die Hauptachse der Pflanze gerichtet war, durch die äquale Einwirkung der Schwerkraft aber die geotropische Krümmung verhindert wurde. Dieselbe Beobachtung machte Elfving[5]) bei gleicher Versuchsanordnung mit Sporangiumträgern von *Phycomyces nitens*. Ebensowenig konnte ich bei gleichen Versuchen mit Keimpflanzen von Gramineen eine Differenz in der Wachstumsgeschwindigkeit normal gezogener und am Klinostaten wachsender Pflanzen beobachten.

Wenn somit der veränderte Reizzustand, der bei der Änderung der parallelen Angriffsrichtung der Schwerkraft in eine diffuse, senkrecht zur Hauptachse gerichtete notwendigerweise eintreten muß, bei den untersuchten und jedenfalls den meisten radiären Organen keine merkliche Reaktion im Längenwachstum auslöst, so kann anderseits gerade durch die äquale Angriffsweise der Schwerkraft eine Wachstumsbewegung ausgelöst werden. Dieses Verhalten

1) Fr. Schwarz, Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. I, p. 53.

2) Elfving, Beitrag z. Kenntnis d. Einwirkung d. Schwerkraft auf d. Pflanzen, 1880 (Sep. a. Act. Societ. Scient. Fennic, Bd. 12). Vgl. auch Pfeffer, a. a. O., p. 126.

3) M. Mottier, Annals of Botan. 1899, Bd. 13, p. 355.

4) Fr. Schwarz, a. a. O.

5) Elfving, a. a. O.

zeigt der Grashalmknoten, der bei normaler Lage, also bei paralleler Angriffsrichtung der Schwerkraft zur Hauptachse ausgewachsen, am Klinostaten erneut Streckungswachstum zeigt[1]).

Den Einfluß der Schwerkraft auf Organe in inverser Vertikalstellung untersuchte Vöchting[2]) eingehend an den hängenden Zweigen der Trauerbäume. Er beobachtete, daß die hängenden Zweige dieser Bäume langsamer wachsen, als die aufrechten. Die Wachstumshemmung der hängenden Zweige kann bis zum Absterben der Sproßspitze führen.

Ferner erfahren nach Vöchting[3]) die invers gehaltenen Blütenstiele einiger Pflanzen eine Hemmung im Längenwachstum bei gleichzeitig gesteigertem Dickenwachstum.

Eine weitgehende Beeinflussung des Wachstums in der inversen Lage, die gleichfalls zum Absterben der Vegetationsspitze führen kann, beobachtete ferner Raciborski[4]) an tropischen Schlingpflanzen. Bei einigen windenden Lianen stirbt die Spitze der herabhängenden Langtriebe ab, und der seiner Spitze beraubte Langtrieb bildet beblätterte Kurztriebe. Bei einigen andern tritt kein Absterben der Spitze ein, aber die Wachstumhemmung durch die Schwerkraft führt zu einer Metamorphose der Langtriebe in Kurztriebe.

Ferner untersuchte Elfving[5]) das Wachstum der Sporangiumträger von *Phycomyces nitens* in abwechselnd normaler und inverser Lage und beobachtete eine Hemmung des Wachstums in der vertikal abwärts gerichteten Stellung.

Nach Versuchen von J. Richter[6]) erfuhr die umgekehrte Hauptachse von *Chara fragilis* eine Wachstumshemmung im Vergleich mit Pflanzen in normaler Stellung.

Endlich stellte J. Ray[7]) für *Sterigmatocystis alba* eine wachstumshemmende Wirkung der Schwerkraft fest.

---

1) Elfving, Verhalten d. Grasknoten am Klinostaten, 1884 (Sep. aus Öfversigt of finska wetensk. soc. förhandlingar 1884); R. Barth, Geotrop. Wachstumskrümmung d. Knoten. Leipziger Dissert. 1894, p. 32. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 2. Bd., p. 126, 631.

2) Vöchting, Botan. Zeitung, 1880, p. 599; Organbildung 1884, p. 78. Vgl. ferner Sorauer, Forschung a. d. Gebiete d. Agrikulturphysik. 1885, Bd. 8, p. 235.

3) Vöchting, Bewegung d. Blüten 1882, p. 122.

4) Raciborski, Morphogenetische Versuche, Flora 1900, p. 35.

5) Elfving, a. a. O.

6) J. Richter, Flora 1894, p. 402.

7) J. Ray, Rev. général. d. Botan. 1897, Bd. 9, p. 255.

Die Frage, ob die Schwerkraft das Wachstum positiv geotropischer Organe bei inverser Aufstellung beeinflußt, wurde bisher noch wenig untersucht. Bei neueren Versuchen mit Wurzeln von *Vicia faba*, die aber in der experimentellen Methode nicht einwandsfrei sind, konnte H. Ricôme[1]) keinen Unterschied im Längenwachstum normal wachsender und inversgestellter Wurzeln feststellen.

Spezieller Teil.

Im Anschluß an die hier zitierten Arbeiten führte ich eine Reihe von Untersuchungen mit derselben Fragestellung aus. Die Beobachtungen erstreckten sich auf negativ und positiv geotropische Organe.

Von negativ geotropischen Organen wurden benutzt die Sporangiumträger einiger Schimmelpilze, und zwar *Phycomyces nitens*, *Aspergillus niger* und *Mucor stolonifer*. Von monokotylen Pflanzen verwendete ich Keimlinge von *Avena sativa*, *Hordeum vulgare*, *Secale cereale*, von dikotylen *Lepidium sativum*, *Cucurbita pepo*, *Helianthus annuus*, *Phaseolus multiflorus* und *Ricinus communis*. Schließlich wurden noch Beobachtungen an einigen Trauerbäumen angestellt; dazu diente je ein Exemplar von *Fraxinus excelsior* var. *pendula*, *Caragana arborescens* var. *pendula* und *Pirus amygdaliformis* var. *pendula*. Die Untersuchung positiv geotropischer Organe nahm ich an den Hauptwurzeln von *Zea Mays*, *Lupinus albus* und *Vicia faba* vor. Endlich wurde auch noch das Wachstum der Wurzeln zweiter Ordnung von *Pistia* und *Pontederia* und von *Salix*-Stecklingen in vertikal aufwärts und abwärts gerichteter Stellung verfolgt.

I. Methodisches.

Bevor ich zur Besprechung meiner Resultate gelange, will ich die Schilderung der Versuchsanstellung vorangehen lassen, die für die verschiedenen Pflanzen in Frage kam. Bekanntlich gelingt es nicht, orthotrope Organe ohne Anwendung äußerer Hilfsmittel längere Zeit in vertikal inverser Stellung zu erhalten, weil dieselben infolge autonomer Wachstumsbewegungen sehr bald ihre

1) H. Ricôme, Comptes rendus 1903, Bd. 137, p. 204.

Lage parallel zur Schwerkraftsrichtung etwas verlassen und infolgedessen einen geotropischen Krümmungsreiz erfahren. Man muß deshalb, wenn man das Wachstum solcher Organe in inverser Stellung verfolgen will, künstlich die geotropische Umkrümmung in die Normallage verhindern. Bei Versuchen mit negativ geotropischen Organen liegt es nahe, für stark positiv heliotropische Pflanzen das Licht als Hilfsfaktor zu verwenden; es gelingt auch tatsächlich, Keimpflanzen durch geeignete Beleuchtung zum Abwärtswachsen zu bringen[1]. Auch die negativ geotropischen Sporangiumträger von *Phycomyces nitens* wachsen bei dieser Behandlung senkrecht abwärts nach der Lichtquelle zu.

Dieses Mittel ist aber nur für eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Pflanzen brauchbar. Für andere Pflanzen muß man zu einem mechanischen Hilfsmittel greifen, um geotropische Krümmungen zu unterdrücken, und zwar zur Invershaltung durch Zug.

Bei meinen Versuchen machte ich sowohl von starker Beleuchtung, als auch von einer mechanischen Invershaltung Gebrauch und lasse eine Beschreibung der experimentellen Versuchsanordnung folgen.

A. Beleuchtungsmethode.

1. Beleuchtungsapparat für *Phycomyces nitens*.

Im Anschluß an die Versuche Elfvings[1]) führte ich einige Untersuchungen an Sporangiumträgern von *Phycomyces* aus. Im Prinzip wurde die Versuchsmethode beibehalten, aber in der technischen Anordnung in einigen Punkten variiert. Elfving benutzte horizontal einfallendes Tageslicht und langsame Drehung der Sporangiumträger um ihre vertikale Achse, um sie in vertikal aufwärts und abwärts gerichteter Lage wachsen zu lassen. Durch die Drehung am Klinostaten wurde eine gleichstarke Beleuchtung der Sporangienträger von allen Seiten erzielt und infolge ihrer starken heliotropischen Sensibilität eine Wegkrümmung aus der Vertikalrichtung in aufrechter, wie inverser Stellung verhindert. Elfving kultivierte die Pilze auf feuchten Brotwürfeln. Diese wurden dann in ein kleines, auf einer Gipsplatte befestigtes Glas-

---

1) H. Müller, Flora 1876, p. 94.

2) Elfving, a. a. O.

kästchen eingeschoben und über das Ganze ein Dekantierglas gestülpt. Die Platte mit Pilzkultur und Dekantierglas wurde dann einfach auf den Klinostaten gestellt. Sollten die Pilze abwärts wachsen, so wurde Platte samt Glas umgekehrt. Die Messung des Zuwachses erfolgte mittels Horizontalmikroskops mit Okularmikrometer.

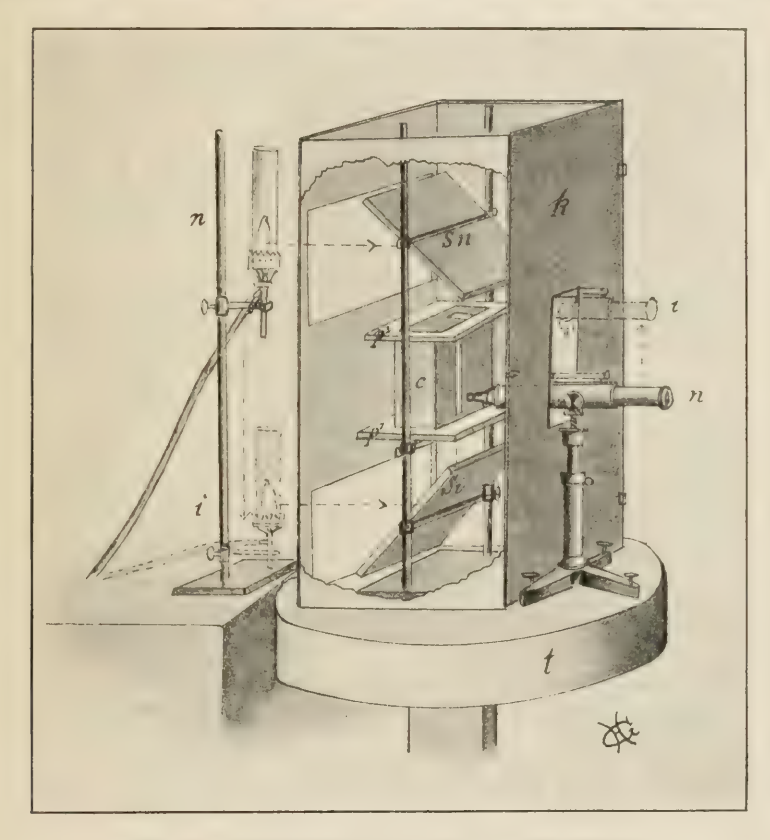
Die Verwendung des Tageslichtes ist in diesem Falle, wo es sich um die Feststellung kleiner Unterschiede im stündlichen Zuwachs handelt, nicht ratsam, da bei einer Versuchsdauer von 10—12 Stunden die Schwankungen der Lichtintensität ziemlich groß sein können. Die daraus resultierende Beeinflussung der Zuwachsbewegung[1]) kann aber eventuell den Verlauf der Wachstumskurve deutlich beeinträchtigen.

Ein andrer Nachteil der Elfvingschen Methode lag in der Verwendung von Brot als Pilzsubstrat, da das Schrumpfen desselben beim Eintrocknen als Fehlerquelle berücksichtigt werden muß. Diese beiden Mängel wurden bei meinen Versuchen durch Anwendung künstlichen Lichtes und eines nicht schrumpfenden Substrates vermieden. Außerdem wurde direkte Beleuchtung von oben, resp. von unten, nicht seitliche Beleuchtung und Drehung auf dem Klinostaten, gewählt.

Der Beleuchtungsapparat (Fig. 1) war in einem verfinsterten Raume des Kellergeschosses im Botanischen Institut aufgestellt. Auf einem zitterfreien Holztisch (*t*) war ein eisernes Doppelstativ befestigt, das in halber Höhe die zur Pilzaufnahme bestimmte Küvette (*c*) trug. Deckel- und Bodenseite derselben paßten genau in den Ausschnitt einer Gipsplatte (p^1), die auf dem Tragring des Stativs befestigt war. Eine gleiche Gipsplatte (p^2) wurde auf die Deckelseite der Küvette aufgelegt. In gleicher Entfernung unter und über der Küvette waren zwei Spiegel (*Sn* und *Si*), unter 45° geneigt, so befestigt, daß sie horizontal einfallende Lichtstrahlen senkrecht von unten nach oben, resp. von oben nach unten in die Küvette reflektierten. Als Lichtquelle diente ein Auerlichtbrenner, der in ¼ m Entfernung von der Küvette an einem Stativ verstellbar befestigt war und je nach Bedarf so verschoben wurde, daß sein Licht von dem oberen Spiegel senkrecht nach unten oder von dem unteren senkrecht nach oben reflektiert wurde. Die zur Pilzaufnahme bestimmte Glasküvette, etwa 15 cm hoch und breit

1) Pfeffer, a. a. O., p. 108, und die p. 110 zit. Lit.

und 6 cm tief, aus geschliffenen Glasplatten zusammengesetzt, war mit einer lichtabschließenden Hülle von schwarzem Papier umkleidet. An der Bodenseite befand sich in der Umhüllung ein 2 cm^2 großer Ausschnitt, durch welchen ein Lichtkegel hereinfallen konnte; ein andrer 3 mm breiter Spalt verlief an der Breitseite der



Figur 1. Beleuchtungsapparat für *Phycomyces*.

Die Küvette c dient zur Pilzaufnahme; Sn ist der senkrecht nach unten, Si der nach oben reflektierende Spiegel; p^1 und p^2 Gipsplatten zur Verhinderung seitlicher Bestrahlung. Der ganze Apparat steht in einem lichtabschließenden Pappkasten k auf dem zitterfreien Tisch t. n-Stellung der Lampe und des Mikroskops bei Normalstellung des Sporangiumträgers. Bei Inversstellung wird die Lampe in die Stellung i verschoben, die Küvette um 180° gedreht und das Mikroskop hochgeschraubt (von n nach i), bis der Sporangiumträger wieder im Gesichtsfeld erscheint.

Küvette vom Deckel bis zum Boden und gestattete, ein Horizontalmikroskop auf den zu messenden Sporangiumträger im Innern der Küvette einzustellen. Die Pilzkultur wurde mit kleinen Drahtklammern auf einer Korkplatte befestigt, welche die Innenseite des

Küvettendeckels bildete, und zwar so, daß sie sich gegenüber der Lichtöffnung befand.

Wassergetränkte Baumwollepfropfen, die gleichfalls am Deckel angesteckt waren, sorgten für genügende Feuchtigkeit im Innern der Küvette.

Bei dieser Versuchsanordnung wuchsen die Sporangiumträger in vertikaler und inverser Lage senkrecht in der Richtung des einfallenden Lichtes. Bei Versuchen mit einer größeren Lichtöffnung krümmten sie sich infolge zu starker seitlicher Lichtreflexe um, sodaß es also nicht auf die absolute Lichtintensität, sondern vielmehr auf die Differenz in der Beleuchtung von oben und von den Seiten her ankam. Das Stativ mit der Küvette stand, um alle seitlichen Reflexe zu vermeiden, in einem schwarzen Pappkasten (*k*), der an der Vorderseite zwei Öffnungen in der Höhe der Spiegel für das einfallende Licht, an der Rückseite eine Tür mit einem breiten Spalt hatte, durch den das Horizontalmikroskop eingeführt wurde. Die Messung des stündlichen Zuwachses eines Sporangiumträgers erfolgte, wie bei Elfving, mittels Horizontalmikroskops mit Okularmikrometer bei zehnfacher Vergrößerung. Beim Überführen des Sporangiumträgers aus der Normallage in die Inversstellung wurde die Tür des Kastens geöffnet, die Küvette umgedreht, sodaß die Deckelseite nach oben, die Bodenseite mit der Beleuchtungsöffnung nach unten zu liegen kam, der Glühlichtbrenner wurde vor den unteren Spiegel verschoben und das Mikroskop wieder mit dem Teilstrich Null des Mikrometers auf die Spitze des Sporangiumträgers eingestellt. In analoger Weise wurde bei der Überführung aus der Inversstellung in die Normalstellung verfahren. Das Umkehren und Neueinstellen beanspruchte etwa eine halbe Minute, doch wurden der Genauigkeit wegen die Ablesungsperioden zu 59 Minuten gerechnet. Als Substrat für die Pilzkulturen benutzte ich Würfel, die aus einem Gemenge von schaumig geschlagenem Gips mit feinen Sägespänen gegossen wurden. Diese wurden mit einer Zuckernährlösung mit etwas Gelatinezusatz getränkt und sterilisiert. Sie waren sehr porös, sodaß das Pilzmycel sich leicht auf und in ihnen entwickeln konnte, und auch die Atmung nicht gehindert wurde. Diese Gipswürfel wurden in einem nach Angaben von Pfeffer gebauten Dampfkasten mit *Phycomyces*-Sporen geimpft und in sterilen Glasschalen im Zimmer mit konstanter Temperatur bei 25° C. verdunkelt aufgestellt. Auf diese Weise erhielt ich Reinkulturen, die nach zwei bis drei Tagen die

ersten Sporangienträger gebildet hatten. Da die ersten Fruchtträger meist sehr zart sind, wurden sie vorsichtig abgeschnitten und erst die am folgenden Tage erscheinenden, viel kräftigeren benutzt. Durch tägliche Aussaat wurde immer für neues Material gesorgt.

2. Beleuchtungsapparat für monokotyle und dikotyle Keimpflanzen (Fig. 2).

Bei den Versuchen mit monokotylen und dikotylen Keimpflanzen wurden nicht, wie bei den Pilzversuchen, dieselben Objekte abwechselnd in vertikal aufwärts und abwärts gerichteter Stellung gemessen, sondern es wurde von möglichst gleichen Paaren der Versuchspflanze ein Exemplar in normaler, das andere in inverser Stellung gezogen, und die Differenz im Längenwachstum beider beobachtet. Bei dieser Art der Versuchsanordnung konnten natürlich nur die übereinstimmenden Ergebnisse von einer größeren Zahl von Versuchspaaren ein brauchbares Resultat liefern.

Am geeignetsten erwies es sich, das Wachstum des Hypokotyls oder Epikotyls von Keimpflanzen zu verfolgen. Die Messungen des Zuwachses erfolgten alle 24 Stunden. Abwechselndes Vertikal- und Inversstellen derselben Pflanze in kürzeren Intervallen wäre deshalb nicht vorteilhaft gewesen, weil die Versuchspflanzen anfangs im Tageslicht gezogen und erst zu Beginn des Versuchs in konstantes Licht, resp. ins Dunkle gebracht wurden, mithin Nachwirkungen der täglichen Periodizität der Zuwachsbewegung[1]) zu erwarten gewesen wären.

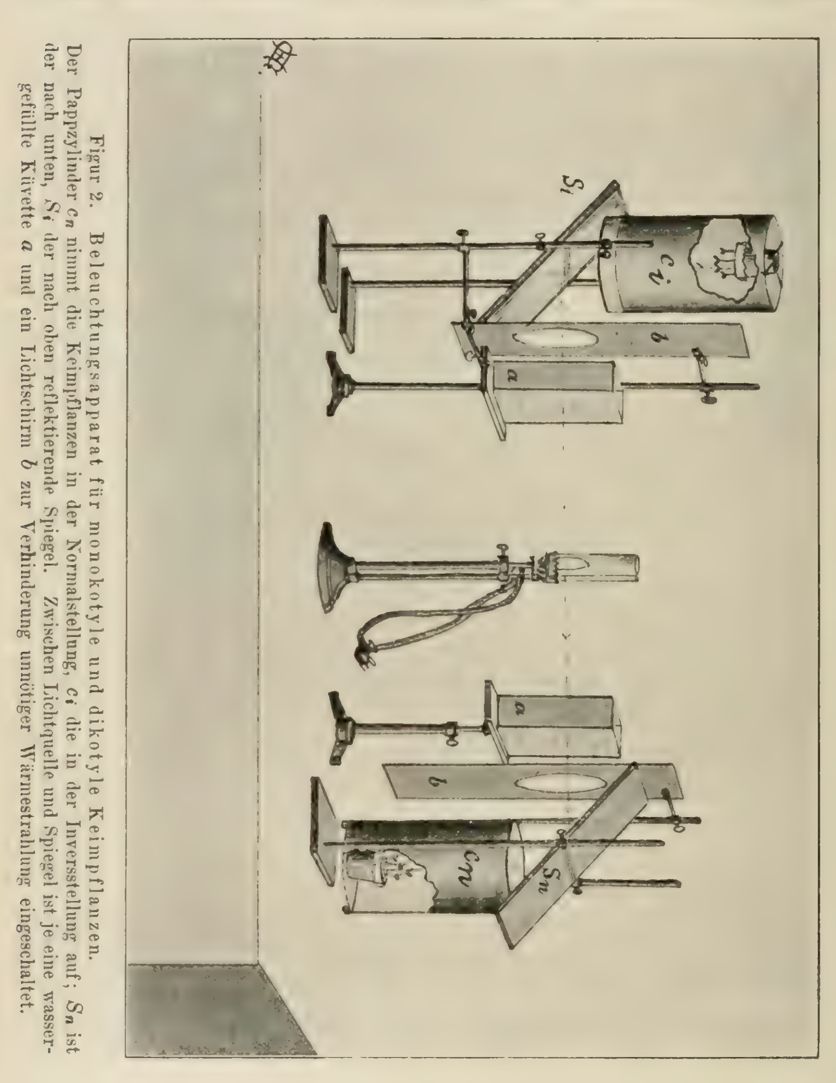
Wie schon angedeutet, gelang es bei einigen monokotylen und dikotylen Keimpflanzen, bei inverser Stellung geotropisches Aufkrümmen durch Beleuchtung zu verhindern. Besonders geeignet waren einige Gramineen, nämlich *Secale*, *Hordeum* und *Avena*, und eine Crucifere, *Lepidium sativum*.

Der Beleuchtungsapparat stand in demselben verfinsterten Kellerraum, wie der vorher beschriebene, und war folgendermaßen eingerichtet.

Auf einem langen Tische waren zwei Spiegel in einer Entfernung von 120 cm voneinander aufgestellt und mit der Spiegelfläche einander zugekehrt. Der eine Spiegel war um 45° nach unten (Sn), der andere um 45° nach oben gedreht (Si), ersterer

1) Pfeffer, a. a. O., p. 256. Sachs, Arb. d. Botan. Instit. in Würzburg 1872, I, p. 167. Baranetzky, Die tägl. Periodizität im Längenwachstum, 1879, p. 5.

reflektierte horizontal einfallendes Licht senkrecht nach unten, der andere nach oben. In der Mitte zwischen beiden standen als Lichtquelle zwei Auerlichtbrenner. Ihr Licht wurde von den Spiegeln in zwei zur Aufnahme der Versuchspflanzen bestimmte, schwarze



Figur 2. Beleuchtungsapparat für monokotyle und dikotyle Keimpflanzen. Der Pappzylinder c_n nimmt die Keimpflanzen in der Normalstellung, c_i die in der Inversstellung auf; S_n ist der nach unten, S_i der nach oben reflektierende Spiegel. Zwischen Lichtquelle und Spiegel ist je eine wassergefüllte Küvette *a* und ein Lichtschirm *b* zur Verhinderung unnötiger Wärmestrahlung eingeschaltet.

Pappezylinder (*c*) geworfen, die senkrecht unter resp. über dem entsprechenden Spiegel angebracht waren. Zwischen Lichtquelle und Spiegel war je eine geschliffene, wassergefüllte Küvette (*a*) eingeschaltet, um die Schädigung der Pflanzen durch zu starke

Wärmestrahlung zu verhindern. Außerdem ließ ein zwischen Küvette und Zylinder eingeschalteter Lichtschirm (*b*) mit kreisrundem Ausschnitt eben nur einen Lichtkegel vom Durchmesser des Zylinders auf den Spiegel fallen, sodaß durch die Abblendung des übrigen Lichtes eine unnötige Erhöhung der Wärmestrahlung verhindert wurde. Die Pappezylinder waren außerdem zum Zwecke besserer Luftzirkulation beiderseitig geöffnet. Die rasche Temperaturzunahme in den höheren Luftschichten des Raumes bedingte einen Temperaturunterschied in den beiden Zylindern. Durch geeignete Abblendung gelang es aber, denselben bis auf 2° C. herabzudrücken; da außerdem die Zimmertemperatur in der Nähe des Optimums für die Versuchspflanzen lag, konnte dieser geringe Unterschied außer acht gelassen werden.

Die Versuchspflanzen wurden in gewöhnliche Blumentöpfe gepflanzt, und diese in entsprechender Lage in den dazu bestimmten Pappezylindern aufgehängt resp. aufgestellt. Um das Herausfallen der Erde und der Pflanzen aus dem inversgestellten Topfe zu verhüten, wurde derselbe mit feinmaschiger Gaze überspannt, dasselbe geschah mit dem andern Topfe, um die gleichen Bedingungen für die Durchlüftung des Bodens herzustellen. Die Samen der Versuchspflanzen wurden, mit Ausnahme von *Lepidium*, erst auf feuchtem Fließpapier angekeimt, dann die kräftigsten Keime ausgesucht und reihenweise in Töpfe gepflanzt, die ich dann vorsichtig mit Gaze überspannte. Die Pflanzen blieben ein bis zwei Tage in diffusem Tageslicht stehen, um gut einzuwurzeln, und begannen nach dieser Zeit kräftig zu treiben. Es wurden dann aus zwei Topfkulturen in Länge und Stärke übereinstimmende Paare ausgesucht, durch numerierte, daneben gesteckte Holzspänchen kenntlich gemacht und der Versuch dann in Gang gesetzt. Die *Lepidium*-Samen wurden sogleich auf die überspannten Töpfe gesät. Sie keimten rasch und die Wurzeln drangen durch die Gaze in die Erde ein. Es wurden dann wieder gleiche Paare ausgesucht und numeriert, die überflüssigen Keime wurden herausgezupft.

Es erwies sich als praktisch, die Gramineenkeime erst einige Tage alt werden zu lassen, weil dann das Gewebe der Blattscheide so weit gefestigt war, daß die Keime sich nicht mehr leicht aus der inversen Stellung aufkrümmen konnten. Bei Verwendung sehr junger Keime krümmten sich bisweilen einige Pflänzchen trotz der starken Beleuchtung von unten negativ geotropisch. Auch war darauf zu achten, daß die Gaze straff auf dem Boden auflag;

wurde das nicht beachtet, so blieb ein basales Stück der Keime zwischen Erde und Gaze beschattet; die Pflanzen krümmten sich dann an dieser Stelle in einem scharfen Knie und legten sich flach dem Boden auf. Die Versuche mit *Lepidium sativum* konnten erst dann in Gang gesetzt werden, wenn die anfängliche Krümmung des Hypokotyls, die oft bis zur Schleifenbildung geht, beendet, und dasselbe vollständig gerade gestreckt war. Wurden die Pflanzen vorzeitig in den Beleuchtungsapparat gebracht, so streckten sie sich überhaupt nicht, oder nur sehr langsam gerade. In welcher Weise das die Brauchbarkeit der Resultate beeinträchtigte, ist später zu erörtern.

Die Messung des täglichen Zuwachses erfolgte mittels eines gewöhnlichen Maßstabes mit Millimetereinteilung. Als Wachstumsmarken dienten ein Tuschepunkt an der Basis des Pflänzchens und — als obere Marke — bei Gramineen die Spitze des ersten Blattes, bei den Dikotylen der Winkel, in dem die Kotyledonen zusammenstoßen.

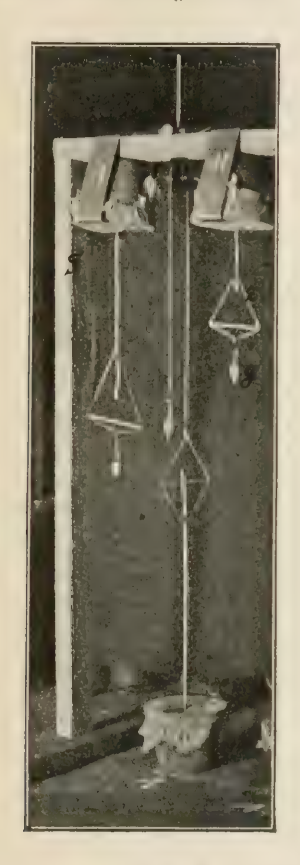
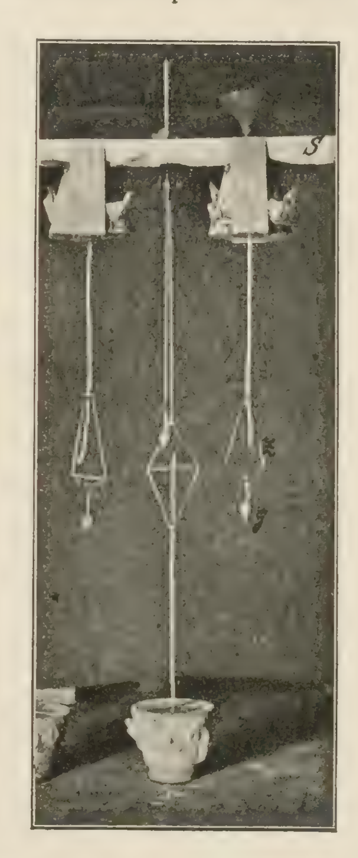
B. Methode einer mechanischen Erhaltung der Inverslage.

Für Versuche mit Keimpflanzen von *Cucurbita*, *Helianthus*, *Phaseolus* und *Ricinus* erwies sich das Hilfsmittel der Beleuchtung als unzureichend zur Erhaltung der vertikal inversen Stellung. Vielleicht wären auch sie abwärts gewachsen, wenn ich eine noch stärkere Lichtquelle angewandt hätte; wenigstens zeigten Versuche mit *Helianthus*-Keimen, daß die negativ geotropische Aufkrümmung, welche im diffusen Licht oder im Dunkeln in einigen Stunden erfolgt, durch Beleuchtung von unten verlangsamt wird; sie war erst in zwei Tagen beendet. Es wurde jedoch zu andern Hilfsmitteln gegriffen. Das in vertikal abwärts gerichteter Lage befindliche Hypokotyl oder Epikotyl der Versuchspflanzen wurde einer Zugspannung unterworfen und auf diese Weise gehindert, sich negativ geotropisch zu krümmen. Es wurden zwei verschiedene Arten dieser mechanischen Methode angewandt. Ich beschreibe zuerst die

1. Zugmethode durch Belastung.

Es mußte bei diesem Verfahren berücksichtigt werden, daß durch gesteigerten Zug in vielen Pflanzen eine Beschleunigung des Wachstums (bis zu 20%) bewirkt wird, der eine trans-

itorische Hemmung (bis 80%) vorausgeht[1]). Dieser Umstand bedingte natürlich für die Pflanzen in normaler Stellung eine gleiche Behandlung. Um die aus heliotropischen Reizen sich

Figur 3. Zugmethode durch Belastung.

Normal- und inversgestellte Pflanzen sind unter den Kotyledonen mit der Lederschlinge z gefaßt, an welche bei den inversgestellten Pflanzen das Zuggewicht unmittelbar angehangen ist. Von der Zugschlinge der normalstehenden Pflanzen aus läuft eine Schnur über die Präzisionsrolle r und trägt am Ende das Zuggewicht. Die Größe des Traggestells S, an welches die Töpfe mittels Blechbügeln angehangen wurden, gestattete, gleichzeitig eine Versuchsreihe von 12 Paaren anzusetzen (bei den inversgestellten Pflanzen 1, 8 und 9 wuchs die freibewegliche Plumula freiwillig vertikal abwärts, vgl. p. 532).

ergebenden Komplikationen zu vermeiden, stellte ich alle Versuche im Dunkeln an.

1) Pfeffer, a. a. O., p. 149. Baranetzky, Tägliche Period. d. Längenwachst. 1879, p. 20. M. Scholz (Cohns Beiträge z. Biol. 1887, Bd. 4, p. 323). R. Hegler (ebenda 1893, Bd. 6, p. 383).

Das Verfahren war folgendes. Es wurden größere Mengen von den Samen der Versuchspflanzen in feuchten Sägespänen angekeimt, dann die kräftigsten Keime einzeln in Töpfe mit Erde verpflanzt und bei allseitiger Beleuchtung im Tageslicht weiterkultiviert, bis die Hypokotyle völlig gerade gestreckt waren[1]). Von diesen Pflanzen wurden sehr sorgfältig Paare von gleicher Länge und Kräftigkeit ausgesucht. Trotzdem kam es bisweilen vor, daß solche Pflanzenpaare gleich bei Beginn des Versuchs infolge individueller Verschiedenheiten, vielleicht auch infolge verschiedenen Alters und Reife des Samens, auffällige Differenzen in der Wachstumsgeschwindigkeit zeigten. Diese wurden sofort durch neue ersetzt. Die brauchbaren Pflanzen wurden sodann nach einem von Ball[2]) beschriebenen Verfahren dicht unter den Kotyledonen mit einer Schlinge (*z*) von weichem Leder gefaßt, die zum Anhängen des Zuggewichts (*g*) bestimmt war. Um die Bewegungsfreiheit der auswachsenden Plumula nicht zu beeinträchtigen, wurde die Zugschlinge durch ein horizontal eingesetztes Hölzchen in Form eines Rhombus auseinander gespreizt. Die so vorbereiteten Versuchspflanzen wurden dann in normaler und inverser Stellung fixiert und belastet. Die Töpfe mit den zur Inversstellung bestimmten Pflanzen wurden an einem Holzgestell (*s*) umgekehrt aufgehängt, und das Zuggewicht angehangen. Daneben standen die in normaler Lage wachsenden Vergleichspflanzen. Von ihren Zugschlingen aus liefen Schnüre über Präzisionsrollen (*r*), die an dem Holzgestell zwischen je zwei Töpfen befestigt waren. An dem freien Ende dieser Schnüre wurden die gleichen Zuggewichte angehangen wie an die invers wachsenden Pflanzen. Zur Belastung wurden gegossene Bleigewichte verwendet, deren Gewicht 23 g betrug. Für die Versuche mit *Helianthus*-Keimlingen reichte ein Gewicht von 23 g gerade aus, um eine Umkrümmung der invers gestellten Hypokotyle zu verhindern; die kräftigeren Keime von *Cucurbita* und *Phaseolus* beanspruchten die doppelte bis vierfache Belastung. Die Zuwachsmessungen erfolgten in früher beschriebener Weise alle 24 Stunden[3]).

---

1) Nach Copeland (Botanical Gazette 1901, Bd. 31, p. 410) ist das Hypokotyl sehr junger Keimpflanzen von *Helianthus*, *Cucurbita* usw. positiv geotropisch, müßte daher bei Inversstellung der Pflanze schneller wachsen als bei normaler Lage; hieraus hätten falsche Versuchsergebnisse resultieren können. Vgl. auch Pfeffer, Physiologie, 2. Aufl., II. Bd., p. 565.

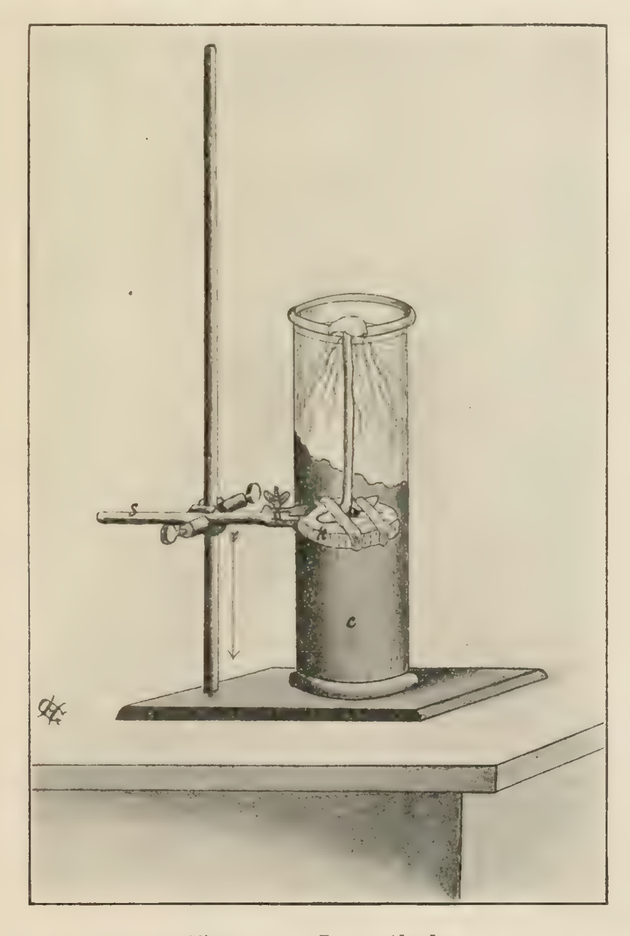
2) Ball, Über den Einfluß von Zug auf die Ausbildung der mech. Gew. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX, Heft 3.

3) Die Töpfe wurden wieder in gleicher Weise mit Gaze überspannt, wie bei den vorher beschriebenen Versuchen, um das Herausfallen der Erde und das Herausreißen der Pflanzen durch das Zuggewicht zu verhindern.

Um eine gewisse Kontrolle dafür zu haben, daß die Versuchsmethode nicht irgend welche Einflüsse auf das Wachstum ausübte, die zu Beobachtungsfehlern geführt hätten, wurde noch ein anderes Verfahren angewendet, um durch mechanische Zugspannung des Hypokotyls die Pflanze in umgekehrter Lage zu erhalten.

2. Zugmethode (Fig. 4).

Bei diesem Verfahren zog ich Keimlinge von *Cucurbita* und *Helianthus* in Wasserkulturen. Die Überführung der Pflanzen aus



Figur 4. 2. Zugmethode.
Die inversgestellte Keimpflanze ist mit den Kotyledonen auf der Korkplatte *k* fixiert. Ihre Wurzel hängt in das mit schwarzem Papier umwickelte Kulturgefäß *c*. Die Papierumwicklung ist in der Figur zum Teil weggelassen, um die in die Nährlösung tauchende Wurzel sichtbar zu machen. Mit fortschreitendem Wachstum des Hypokotyls mußte der Stativarm *s* in der Richtung des Pfeiles verschoben werden.

feuchten Sägespänen in Wasser konnte erfolgen, ohne daß Wachstumsstörungen zu befürchten waren[1]). Zur Aufnahme der Pflanzen dienten mit schwarzem Papier umwickelte Glaszylinder, die mit einer Nährsalzlösung gefüllt wurden. Die für die Normalstellung bestimmten Pflanzen setzte ich nach dem für Wasserkulturen gebräuchlichen Verfahren in den Korkdeckel der Kulturgefäße ein. Die invers zu stellenden Pflanzen wurden in umgekehrter Lage, die Wurzel oben, mit den flach ausgebreiteten Kotyledonen auf eine Korkscheibe (*k*) gelegt und in dieser Stellung fixiert durch einen Gazestreifen, der einigemale straff um Kork und Kotyledonen herumgeführt wurde. Da der Druckreiz, der auf die Kotyledonen ausgeübt wurde, möglicherweise das Wachstum der Keimlinge beeinflussen konnte[2]), umwickelte ich die Kotyledonen der normal wachsenden Kontrollpflanzen in gleicher Weise mit Gazestreifen. Die Korkscheibe mit der zur Inversstellung bestimmten Keimpflanze wurde dann an einem in vertikaler Richtung verschiebbaren Stativarm (*s*) befestigt. Das Stativ wurde dicht neben einen Kulturzylinder (*c*) gestellt und der Stativarm in solcher Höhe festgeschraubt, daß die Grenze zwischen Wurzel und Hypokotyl der invers stehenden Pflanze sich wenig unter dem Rande des Kulturgefäßes befand. Die Wurzel wurde über den Rand in das Gefäß gehangen und, um das Austrocknen des obersten Stückes zu verhindern, noch mit einem dünnen Baumwollestreifen bedeckt, der immer genug Feuchtigkeit aus dem Kulturzylinder ansaugte. Da das wachsende Hypokotyl sich langsam bis zum Rande des Gefäßes emporschob, wurde zweimal täglich durch Tieferstellen der Korkscheibe die Pflanze wieder in die ursprüngliche Stellung gebracht. Es war natürlich darauf zu achten, daß das Hypokotyl immer genau vertikal stand.

3. Versuchsmethode bei Trauerbäumen.

Bei den Versuchen mit Trauerbäumen, die während der Sommermonate im botanischen Garten angestellt wurden, verglich ich das Wachstum von Ästen, die normal abwärts wuchsen, mit solchen, die an Stäbe gebunden aufwärts standen.

II. Versuchsergebnisse.

1. Versuche mit Pilzen.

Die Wachstumsmessungen an Pilzen in normaler und inverser Stellung wurden mit einer Reihe von Versuchen begonnen, deren

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., I. Bd., p. 139.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., II. Bd., p. 152.

Durchführung durch die hydrotropischen Eigenschaften der Schimmelpilze ermöglicht wurde. Bekanntlich fliehen die Sporangiumträger vieler Schimmelpilze die Feuchtigkeit und wachsen infolge dieses negativen Hydrotropismus zunächst senkrecht aus ihrem feuchten Substrat zur Sporenaussaat heraus, gleichviel nach welcher Richtung[1]). Dieses Verhalten ermöglichte es, festzustellen, ob sich unter dem Einfluß der Schwerkraft ein Unterschied in der Bildung und im Wachstum vertikal aufwärts und abwärts gerichteter junger Sporangiumträger ergeben würde. Ich impfte zu diesem Zwecke mit Nährlösung getränkte Gipswürfel gleichzeitig auf der Oberseite und Unterseite mit Pilzsporen und hing sie in verdunkelten Glasglocken frei auf.

Sechs mit Sporen von *Aspergillus niger* geimpfte Gipswürfel waren am dritten Tage nach dem Impfen auf der Oberseite von einem dichten Pilzrasen überzogen, der sehr reichlich Sporen gebildet hatte. Auf der Unterseite der Würfel beschränkte sich die Sporenbildung auf kleine, runde Kolonien, die kaum die Hälfte der Oberfläche bedeckten.

Bei einer kleinen Anzahl von Versuchen mit *Mucor stolonifer* zeigten sich am dritten Tage auf der Oberseite der Gipswürfel zahlreiche Sporangienträger, die Unterseite ließ erst die Mycelbildung erkennen. Am vierten Tage hatten sich auch auf ihr die ersten Sporangienträger gebildet, auf der Oberseite hatte die Sporangiumbildung inzwischen stark zugenommen. Da die Kulturen mittels Drahtklammern frei aufgehängt waren, konnten die zahlreich gebildeten Stolonen sich nicht an den Wänden der Glasglocken anheften, sie waren daher an den ersten Sporangienständen empor- und übereinandergeklettert und bildeten so ein wirres, über 2 cm hohes Pilzgeflecht, in und auf dem sich reife Sporangien in großer Menge zeigten. Es wurde also bei *Aspergillus* und *Mucor* die Entwicklung des Mycels bis zur Sporenbildung bei Kulturen in inverser Lage gegenüber normal aufwärts wachsenden durch die Wirkung der Schwerkraft etwas gehemmt.

Noch deutlicher wurde der durch die Schwerkraftswirkung bedingte Unterschied zwischen normal und invers wachsenden Fruchtträgern bei gleichen Versuchen mit *Phycomyces nitens*. Bei

1) J. Wortmann, Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Botan. Ztg. 1881, Bd. 39, p. 368 ff. Dietz, Beitrag z. Kenntnis der Substratrichtung. Tübinger Unters. Bd. II (1888), p. 478. Steyer, Reizkrümmungen von *Phycomyces*. Dissertation Leipzig 1901.

gleichzeitiger Impfung der Oberseite und Unterseite von Kulturwürfeln ergab sich ein wesentlicher Unterschied in der Entwicklung von Sporangiumträgern. Nach drei Tagen war die Oberseite dicht mit Sporangiumträgern bedeckt, die sehr kräftig waren und lebhaftes Längenwachstum zeigten, auf der Unterseite fanden sich nur wenige, schlecht entwickelte Fruchtträger. Über diese Verhältnisse bei *Phycomyces* gibt nachstehende Tabelle Aufschluß.

Tabelle I.
Sporangiumträgerbildung nach drei Tagen:

Kultur		Sporangiumbildung	Ungef. Länge der Sporangiumträger in mm
I	Oberseite	zahlreich	10—15
	Unterseite	wenig	3—5
II	Oberseite	mittel	8—15
	Unterseite	keine	—
III	Oberseite	zahlreich	10—15
	Unterseite	wenig	1—4
IV	Oberseite	sehr zahlreich	10—18
	Unterseite	wenig	2—3
V	Oberseite	sehr zahlreich	15—20
	Unterseite	mittel	3—5
VI	Oberseite	zahlreich	10—15
	Unterseite	sehr wenig	2—5

Am dritten Tage schnitt ich die Sporangiumträger ab und drehte die Würfel um, so daß die bisherige Oberseite zur Unterseite wurde. Nach Verlauf eines weiteren Tages war wieder Sporangienbildung eingetreten und zwar wieder am stärksten auf der Oberseite, auf der sich am Tage vorher, als sie nach unten gekehrt war, nur wenige Fruchtträger gezeigt hatten. Der Einfluß der Schwerkraft war also unverkennbar. Es ergab sich demnach aus diesen Versuchen folgendes. Wenn die negativ geotropischen Sporangiumträger von *Phycomyces nitens* gezwungen sind, vertikal abwärts gegen die Richtung der Schwerkraft zu wachsen, so werden sie im Längenwachstum stark gehemmt. Außerdem entwickeln sich aber aus demselben Pilzmycel weniger Sporangiumträger, wenn dieselben in inverser Richtung wachsen müssen. Das letztere gilt auch für *Aspergillus niger* und *Mucor stolonifer*.

Es folgen nunmehr die eingangs beschriebenen Versuche, bei denen im Anschluß an Elfving der Wachstumsverlauf von *Phyco-*

myces-Fruchtträgern in abwechselnd normaler und inverser Stellung beobachtet wurde.

Zuvor muß ich jedoch auf den normalen Wachstumsverlauf der Sporangiumträger kurz eingehen. Über die Wachstumsverhältnisse dieser Mucorinee liegen sehr genaue Untersuchungen von Errera[1]) vor. Derselbe unterscheidet im Wachstumsverlauf des Fruchtträgers von *Phycomyces*, den Sachs als „große Periode" bezeichnet, vier Stadien, von denen die drei ersten die Bildung der Fruchthyphe und das Anschwellen ihrer Spitze zum Sporangium umfassen und zusammen etwa 1¼ Tag dauern. Im vierten und letzten Stadium beginnt eine energische Wachstumstätigkeit des Fruchtträgers, die nach kontinuierlicher Zunahme längere Zeit auf einer Maximalhöhe bleibt und dann bis Null sinkt. Ihre Dauer beträgt bei einer Temperatur von 18—24° C. 1½ bis 3½ Tage. Als Indizium für den Beginn des vierten Stadiums dient die Färbung des Sporangiums, die, anfangs hellgelb, mit zunehmender Sporenreife in hellbraun bis schwarz übergeht, während gleichzeitig die zuerst weiße, wasserhelle Trägermembran sich schiefergrau färbt. Der mittlere Zuwachs beträgt in dieser Zeit stündlich bis 3,6 mm bei 19,4° C. (nach Errera). Elfving[2]) verfolgte, ehe er das Wachstum der Fruchtträger in umgekehrter Lage untersuchte, gleichfalls den normalen Wachstumsverlauf im vierten Stadium der großen Periode. Seine Angaben stimmen hinsichtlich des Verlaufs der Wachstumskurve und der Größe des stündlichen Zuwachses mit den Beobachtungen Erreras überein.

Nach diesen allgemeinen Angaben kann ich zu meinen eigenen Versuchen übergehen. Dieselben wurden im August ausgeführt. Da die Nachttemperatur zu dieser Zeit nicht tief sank, war die Temperatur in dem benutzten Raume annähernd konstant. Sie schwankte während der Versuchsdauer von früh 8 Uhr bis abends 8 Uhr im Durchschnitt um 2° C. Im Innern der Pilzküvette betrugen die Temperaturschwankungen im Laufe des Tages nur einige Zehntelgrad.

Ich führte zuerst zur eigenen Instruktion einige Beobachtungen des normalen Wachstumsverlaufs von Sporangienträgern im vierten Stadium der großen Periode aus, unterlasse es aber, unter Hinweis auf die Beobachtungen Erreras und Elfvings, Zahlenbeispiele anzuführen.

---

1) Errera, Die große Wachstumsperiode bei den Fruchtträgern von *Phycomyces*. Botan. Ztg. 1884, p. 497.

2) Elfving, a. a. O., p. 10.

Es wurde sodann im Anschluß an Elfving[1]) untersucht, ob die Wachstumsgeschwindigkeit der Sporangiumträger in vertikal abwärts gerichteter Stellung eine andere ist, als in normaler. Vorher sei bemerkt, daß bei invers wachsenden Sporangiumträgern der Gang der großen Periode genau so deutlich hervortritt, wie bei vertikal aufwärts wachsenden. Elfving ließ, um die Wachstumsgeschwindigkeit in normaler und inverser Lage festzustellen, einen Fruchtträger abwechselnd aufwärts und abwärts wachsen und verglich den Verlauf der Wachstumskurve mit normalen Kurven. Die Zeitdauer, während welcher sich die Sporangiumträger in inverser Stellung befanden, betrug eine Stunde; in den Verlauf einer Tagesbeobachtung schaltete er ein bis drei solcher Umkehrperioden ein und beobachtete in den meisten Fällen eine Reduktion der Wachstumsgeschwindigkeit in der Inversstellung. In einigen anderen Fällen trat während der Zeit der Inverslage keine merkliche Wachstumshemmung ein, es machte sich jedoch in der folgenden Stunde eine Verlangsamung des Wachstums als Nachwirkung geltend. Ich führe zwei charakteristische Beobachtungsreihen aus den Elfvingschen Untersuchungen an, die das eben Gesagte verdeutlichen sollen.

Nr. 15.

Zeit	Temp. °C.	Zuwachs
7,30 Vm.	20,3	—
8,30 „	20,3	20
9,30 „	20,4	22
10,30 „	20,7	**21**
11,30 „	20,5	28
12,30 „	21,0	36
1,30 Nm.	21,2	**36**
2,30 „	21,5	40
3,30 „	21,1	45
4,30 „	21,7	**40**
5,30 „	21,0	47
6,30 „	20,8	51

Nr. 16.

Zeit	Temp. °C.	Zuwachs
7,30 Vm.	21,5	—
8,30 „	21,3	20
9,30 „	20,9	27
10,30 „	21,7	**28**
11,30 „	21,4	31
12,30 „	21,1	**38**
1,30 Nm.	21,0	38
2,30 „	21,0	42
3,30 „	20,8	**48**
4,30 „	21,0	46
5,30 „	20,7	48
6,30 „	21,0	50

Der Zuwachs in der Inverslage ist fett gedruckt.

Die erste Kolumne gibt die Ablesungsstunde, die zweite die Temperatur und die dritte den Zuwachs in Zehntelmillimetern an. Die Elfvingsche Beobachtungsreihe Nr. 15 zeigt eine deutliche Hemmung des Wachstums in der Inversstellung, während bei

1) Elfving, a. a. O., p. 12.

Tabelle Nr. 16 der Zuwachs in der Inverslage normal bleibt, und sich erst in der folgenden Stunde eine Hemmung geltend macht.

Bei meinen Versuchen verfuhr ich, abgesehen von den früher beschriebenen Abweichungen in der experimentellen Anordnung, ebenso wie Elfving. In den Wachstumsverlauf eines Sporangiumträgers in normaler Stellung, der während eines halben Tages verfolgt wurde, schaltete ich Perioden der Inversstellung ein und beobachtete, ob in dieser Zeit eine Wachstumshemmung durch die Schwerkraft eintrat. Die Umkehrperioden wurden in größerem Abstande voneinander eingefügt, damit in der Zwischenzeit an den stündlichen Zuwachsen vor und nach der Inversstellung der normale Gang der großen Periode im vierten Stadium verfolgt werden konnte. Eine Abweichung von der Elfvingschen Beobachtungsweise bestand darin, daß ich in den Wachstumsverlauf eines Sporangiumträgers neben einer einstündigen Umkehrperiode auch eine längere Dauer der Inversstellung von zwei bis drei Stunden eintreten ließ. Hierbei konnte man beobachten, ob eine längere Inversstellung auch eine Steigerung der Hemmungserscheinungzur Folge hatte.

Die folgenden zwölf Beobachtungsreihen enthalten die stündlichen Zuwachswerte von Sporangiumträgern, in deren Wachstumsverlauf ein- bis dreistündige Perioden der Inversstellung eingeschaltet wurden.

In der ersten Kolumne jeder Beobachtungsreihe ist die Tageszeit, in der zweiten die Lage des Fruchtträgers (n = normal, i = invers) und in der dritten der stündliche Zuwachs in Zehntelmillimetern angegeben. Daneben ist noch der Durchschnitt der Tagestemperatur verzeichnet.

Tabelle II.

1.			2.			3.		
8 h Vm.	n	— 25,2° C.	8 h Vm.	n	— 25,0° C.	8 h Vm.	n	— 25,0° C.
9 h ,,	n	4	9 h ,,	n	1	9 h ,,	n	2
10 h ,,	n	10	10 h ,,	n	5	10 h ,,	n	11
11 h ,,	i	**6**	11 h ,,	i	**13**	11 h ,,	i	**15**
12 h ,,	n	35	12 h ,,	n	13	12 h ,,	n	26
1 h Nm.	n	39	1 h Nm.	n	22	1 h Nm.	n	41
2 h ,,	n	46	2 h ,,	n	31	2 h ,,	n	52
3 h ,,	n	56	3 h ,,	n	46	3 h ,,	n	61
4 h ,,	n	62	4 h ,,	n	51	4 h ,,	n	63
5 h ,,	i	**62**	5 h ,,	i	**51**	5 h ,,	i	**58**
6 h ,,	i	**57**	6 h ,,	i	**46**	6 h ,,	i	**55**
7 h ,,	n	64	7 h ,,	n	46	7 h ,,	n	62
8 h ,,	n	61	8 h ,,	n	54	8 h ,,	n	59

4.

Zeit			
8 h	Vm.	n	— 24,5° C.
9 h	,,	n	6
10 h	,,	n	15
11 h	,,	i	**17**
12 h	,,	n	31
1 h	Nm.	n	45
2 h	,,	i	**47**
3 h	,,	i	**49**
4 h	,,	i	**51**
5 h	,,	n	55
6 h	,,	n	49
7 h	,,	n	37
8 h	,,	n	30

5.

Zeit			
8 h	Vm.	n	— 25,2° C.
9 h	Vm.	n	0
10 h	,,	n	2
11 h	,,	n	6
12 h	,,	i	**6**
1 h	Nm.	n	12
2 h	,,	n	16
3 h	,,	n	19
4 h	,,	i	**8**
5 h	,,	i	**9**
6 h	,,	i	**10**
7 h	,,	n	5
8 h	,,	n	8

6.

Zeit			
8 h	Vm.	n	— 25,5° C.
9 h	,,	n	1
10 h	,,	n	2
11 h	,,	n	6
12 h	,,	i	**5**
1 h	Nm.	n	8
2 h	,,	n	14
3 h	,,	n	20
4 h	,,	i	**21**
5 h	,,	i	**14**
6 h	,,	i	**9**
7 h	,,	n	12
8 h	,,	n	10

7.

Zeit			
8 h	Vm.	n	— 25,2° C.
9 h	,,	n	1
10 h	,,	n	1
11 h	,,	n	2
12 h	,,	i	**5**
1 h	Nm.	n	5
2 h	,,	n	6
3 h	,,	n	15
4 h	,,	i	**16**
5 h	,,	i	**20**
6 h	,,	i	**26**
7 h	,,	n	30
8 h	,,	n	28

8.

Zeit			
8 h	Vm.	n	— 25,2° C.
9 h	,,	n	7
10 h	,,	n	7
11 h	,,	n	8
12 h	,,	i	**8**
1 h	Nm.	i	**10**
2 h	,,	i	**12**
3 h	,,	n	25
4 h	,,	n	25
5 h	,,	n	26
6 h	,,	n	29

9.

Zeit			
8 h	Vm.	n	— 25,0° C.
9 h	,,	n	16
10 h	,,	i	**25**
11 h	,,	i	**28**
12 h	,,	i	**34**
1 h	Nm.	n	57
2 h	,,	n	38
3 h	,,	n	43
4 h	,,	n	53
5 h	,,	n	57

10.

Zeit			
8 h	Vm.	n	— 24,5° C.
9 h	,,	n	10
10 h	,,	i	**18**
11 h	,,	i	**16**
12 h	,,	i	**26**
1 h	Nm.	n	34
2 h	,,	n	34
3 h	,,	n	49
4 h	,,	n	35
5 h	,,	n	30

11.

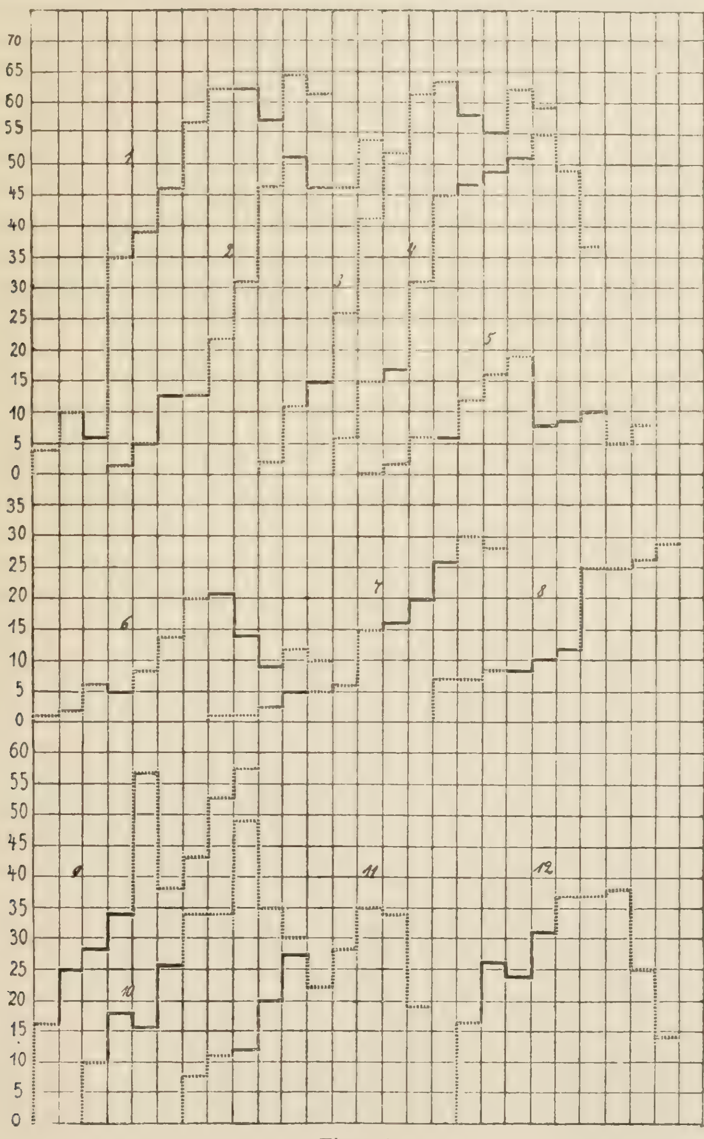
Zeit			
8 h	Vm.	n	— 24,5° C.
9 h	,,	n	8
10 h	,,	n	11
11 h	,,	i	**12**
12 h	,,	i	**20**
1 h	Nm.	i	**27**
2 h	,,	n	22
3 h	,,	n	28
4 h	,,	n	35
5 h	,,	n	34
6 h	,,	n	19

12.

Zeit			
8 h	Vm.	n	— 24,5° C.
9 h	,,	n	17
10 h	,,	i	**26**
11 h	,,	i	**24**
12 h	,,	i	**31**
1 h	Nm.	n	37
2 h	,,	n	37
3 h	,,	n	38
4 h	,,	n	25
5 h	,,	n	14

Ich habe die Wachstumskurven dieser Beobachtungsreihen graphisch dargestellt, weil sich aus ihnen der Verlauf des Wachstums und die Reaktion auf die Schwerkraftwirkung bei vertikal n o r m a l e r und i n v e r s e r Stellung des Sporangiumträgers deutlicher erkennen läßt, als aus den Zahlenangaben.

Die Teilungen der Abszissen entsprechen Stunden, der stündliche Zuwachs ist als Ordinate aufgetragen, die Wachstumsgeschwindigkeit während 1 Stunde als konstant angenommen. Die Zawachse in der Inversstellung sind stark ausgezogen. Fünf Teilstrichen am Mikrometer entpricht eine Teilung in der graphischen Darstellung.



Figur 5.

Es sei noch vorausgeschickt, daß auch von mir, ebenso wie von Elfving, im Laufe der Untersuchungen der Wachstumsverlauf einiger Sporangiumträger beobachtet wurde, in dem die Überführung aus der Normalstellung in die Inversstellung keinerlei Reaktion hervorrief, diese Beobachtungsreihen habe ich aus diesem Grunde weggelassen. Elfving nimmt an, daß in solchen Fällen die Verminderung des Zuwachses allzu gering war, um den Gang der großen Periode zu verdecken. Da es sich in den wenigen Fällen, in denen ich die gleiche Beobachtung machte, immer um außerordentlich stark wachsende Sporangiumträger handelte, scheinen meine Beobachtungen dieser Annahme nicht zu widersprechen. In den allermeisten Fällen war ein hemmender Einfluß der Schwerkraft auf die invers wachsenden Organe unverkennbar.

Betrachten wir zunächst den Effekt, der durch einstündige Inversstellung im Verlaufe der Wachstumskurve bewirkt wird, so finden wir Beispiele für dieselben beiden Typen, wie sie von Elfving beobachtet wurden. Belege dafür sind die Kurven Nr. 1 bis Nr. 6.

Die Beobachtungsreihen 1, 3, 4, 5 und 6 lassen alle in der Zeit der Inversstellung eine Reduktion der Wachstumsgeschwindigkeit erkennen. Dieselbe war in einigen Fällen (1, 6) so stark, daß der Zuwachswert noch unter den der vorhergehenden Stunde sank. Bei der Übertragung auf Koordinaten ist diese Stockung in der aufsteigenden Wachstumskurve deutlich ersichtlich. Ein Vertreter des zweiten Typus (Hemmung als Nachwirkung) ist Kurve 2. Bei ihr macht sich die hemmende Wirkung der Schwerkraft auf den abwärts wachsenden Fruchtträger erst in der folgenden Stunde in Form einer Nachwirkung geltend.

Über den Wachstumsverlauf derjenigen Sporangiumträger, die längere Zeit (2—3 Stunden) in umgekehrter Lage verblieben, ist zunächst ganz allgemein folgendes zu sagen. Die stündlichen Zuwachswerte lassen auch in der Inversstellung den Gang der großen Periode deutlich erkennen. Bewegt sich die Wachstumskurve noch in aufsteigender Linie, so zeigt auch der Zuwachs in der Inverslage stündlich eine allerdings meist geringe Zunahme (4, 5, 7, 8, 9 und 11). Bei fallender Kurve (6) bewegen sich die Zuwachswerte beschleunigt in absteigender Linie. Spezieller sind wieder die oben erwähnten zwei Typen hinsichtlich der Reaktion auf die Schwerkraftwirkung zu unterscheiden. Die Mehrzahl der Sporangiumträger reagiert sofort auf die Inversstellung durch Ver-

minderung der Wachstumsgeschwindigkeit (4, 5, 6, 8, 11). Andere Kurven lassen in der ersten Stunde keinen Einfluß der Schwerkraft erkennen; die Zunahme der Wachstumsschnelligkeit ist etwa dieselbe, wie man sie aus dem Kurvenverlauf in den vorhergehenden Stunden zu erwarten hatte. In der zweiten Stunde macht sich dann um so deutlicher eine Hemmung bemerkbar; der Zuwachs sinkt unter den in der vorhergehenden Stunde abgelesenen (1, 2, 10, 12). In der weiteren Stunde äußert sich dann wieder der Gang der großen Periode im Steigen der Wachstumskurve. Bei zwei sehr kräftigen und schnell wachsenden Fruchtträgern trat nach der Rückführung aus der Inversstellung in die Normallage eine starke transitorische Beschleunigung des Wachstums ein (1, 9). Im Wachstum aller übrigen Sporangiumträger erfolgte nach der Rückführung in die Normalstellung meist keine lebhafte Zunahme des stündlichen Zuwachses mehr. Diese Erscheinung ist deshalb auffällig, weil vor der Inversstellung fast bei allen Beobachtungen ein bedeutend schnelleres Ansteigen der Wachstumskurve zu konstatieren war (1, 2, 3, 4, 5, 6, 12). Die meisten Kurven bewegen sich sogar bald nach der Zurückführung in die Normalstellung in absteigender Richtung. Nach Errera dauert das vierte Stadium der großen Periode 1½ bis 3½ Tage, die vorhergehenden drei Stadien 1 bis 1½ Tag. Da zu den vorliegenden Versuchen immer Kulturen verwendet wurden, deren Fruchtträger nur einen Tag alt waren, mußten diese zur Zeit ihrer Verwendung eben erst in das vierte Stadium — das der stärksten Streckung — eingetreten sein. Da dieses Stadium 1½ bis 3½ Tage anhält, die Versuchsdauer sich aber nur über einen halben Tag erstreckte, war anscheinend eine Verkürzung der Wachstumsdauer eingetreten. Es scheint demnach, daß die dreistündige Inversstellung genügt, um in dem relativ kurzlebigen Sporangiumträger von *Phycomyces* noch Nachwirkungen geltend zu machen, die die eine raschere Beendigung des Wachstums herbeiführen.

So ergaben denn die Untersuchungen an den Sporangiumträgern von *Phycomyces* kurz folgende Hauptpunkte:

Als Effekt der einstündigen Inversstellung beobachtete ich in Übereinstimmung mit Elfving eine Abnahme, oder wenigstens keine Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit. Der Einfluß der Schwerkraft machte sich sofort geltend, oder als Nachwirkung in der folgenden Stunde.

Bei mehrstündiger Inversstellung sind die Hemmungserscheinungen dieselben, außerdem führt dieselbe anscheinend zu einer Verkürzung der Wachstumsdauer, die sich in rascherem Fallen der Wachstumskurve geltend macht.

2. Versuche an Monokotylen und Dikotylen.

Von Versuchen mit Phanerogamen über das Wachstum in inverser Lage existieren nur die Untersuchungen Vöchtings an Trauerbäumen und die Untersuchungen Raciborskis an tropischen Schlingpflanzen. Beide beobachteten, wie eingangs erwähnt wurde, eine Hemmung in der Inverslage. Da es sich aber bei den Zweigen der Trauerbäume um normaliter invers wachsende Organe[1]) handelt, und die Beobachtungen Raciborskis mehr gelegentlicher Natur sind, erschien es angebracht, das Wachstum ausgesprochen negativ geotropischer Organe in der Inverslage zu untersuchen. Ich stellte daher mit negativ geotropischen Sprossen verschiedener Pflanzen Versuche unter dem genannten Gesichtspunkt an. Die Methoden, die ich anwandte, um stark heliotropische Pflanzen durch Beleuchtung, andere durch Zug zum Abwärtswachsen zu bringen, habe ich im methodischen Teil schon besprochen und gehe nun zu den Versuchsergebnissen über.

Von den vielen Versuchsreihen, die ich ansetzte, und von denen oft eine größere Anzahl nötig war, um die einer Methode anhaftenden Mängel zu beseitigen, bringe ich tabellarisch nur eine Auswahl der charakteristischsten.

Für alle Versuche mit Monokotylen benutzte ich die Beleuchtungsmethode. Ein erster Versuch, der lediglich zur Orientierung über die Verwendbarkeit von Pflanzenorganen in verschiedenem Alter dienen sollte, wurde mit Sproßstücken von *Secale cereale* gemacht. Die Internodien der Gramineen zeigen bekanntlich lange Zeit intercalares Wachstum. Ich schnitt Stengelstücke, bestehend aus einem Knoten und einem darüberliegenden, 10 cm langen Internodialstück. Von mehreren Paaren verschiedenaltriger Internodialstücke wurde je ein Exemplar in inverser Lage, das andere in normaler in den Beleuchtungsapparat gebracht. Zu diesem

1) Die Zweige der meisten Trauerbäume reagieren nur in der Jugend deutlich negativ geotropisch.

Zweck wurden die Stengelstücke mit dem Stumpf des darunter-gelegenen Internodiums bis an den Knoten in Töpfe mit feuchtem Sand gesteckt. Die Wachstumsmessungen ergaben folgendes Resultat:

Tabelle III.

		Länge in mm nach				Alter des Internodiums	Hemmung in Inverslage
		0 Tag	1 Tag	2 Tagen	3 Tagen		
1	n	100	103	103	103	1. Internod.	1,9 %
	i	100	101	101	101		
2	n	100	103	103	103	1. „	0 %
	i	100	102	103	103		
3	n	100	106	107	107	2. „	2,8 %
	i	100	103	104	104		
4	n	100	107	108	110	2 „	3,6 %
	i	100	106	106	106		
5	n	100	112	120	123	3. „	7,3 %
	i	100	105	109	114		
6	n	100	108	109	113	3. „	7,0 %
	i	100	105	105	105		
7	n	100	118	130	141	4. „	12,7 %
	i	100	115	120	123		

Die Tabelle zeigt, daß in den ältesten Internodien (1. und 2. Internodium von der Wurzel aus gerechnet) das Wachstum schon fast erloschen war, und daß sich in dem minimalen Zuwachs kein bemerkenswerter Unterschied zwischen normal und invers gestellten Sproßstücken geltend machte. Je jünger die Internodien sind, umso stärker ist der Zuwachs, und desto auffälliger macht sich ein Längenunterschied zwischen normal und invers gestellten Stengelstücken geltend. Bei dem jüngsten, 7. Internodienpaare beträgt er fast 13 % der Gesamtlänge und kann also als deutliche Hemmung des invers wachsenden Sprosses durch die Schwerkraft angesprochen werden.

Der Versuch lehrte somit, daß jüngere, stark wachsende Pflanzen für den Zweck der Untersuchung am geeignetsten sind. Es kamen deshalb bei allen weiteren Versuchen nur noch Keimpflanzen in Verwendung. Ich lasse nunmehr eine Anzahl von Versuchsreihen folgen, die mit Gramineenkeimlingen angestellt wurden. Ich hatte bei allen nach der Beleuchtungsmethode ausgeführten Versuchen mit dem schon früher erwähnten Übelstande zu kämpfen, der in einer Temperaturdifferenz in den beiden Zylin-

dern für normal und invers wachsende Pflanzen bestand. Die Tagestemperaturen in beiden Zylindern finden sich am Ende jeder Tabelle verzeichnet.

Tabelle IV.

Keimlinge von *Secale cereale.*

Länge	I		II		III		IV		V		VI		VII		Temp. °C.	
in mm	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	20	20	21	21	20	20	20	20	12	12	24	24	20	20	23,4	25,2
2. „	44	31	45	40	47	35	47	40	35	38	50	42	44	33	23,4	25,2
3. „	80	72	85	80	88	73	90	80	71	75	91	80	94	69	24,2	26,0
4. „	118	102	123	114	126	102	129	112	109	109	132	110	119	106	25,0	26,2
5. „	156	145	179	159	175	146	176	146	160	150	192	133	170	149	25,0	25,4
6. „	167	155	191	163	179	155	188	153	177	157	205	150	175	155	25,8	27,8
7. „	168	155	192	163	180	155	190	153	177	157	205	152	178	155	26,4	27,8
Hemmung	8 %		15 %		14 %		19 %		11 %		26 %		13 %			

Die vorstehende Tabelle zeigt eine starke Hemmung der Pflanzen in vertikal abwärts gerichteter Lage. Möglicherweise wäre der Längenunterschied noch größer geworden, wenn die Temperatur in den Beleuchtungszylindern vollständig übereingestimmt hätte. Tatsächlich waren die Wachstumsbedingungen für die invers wachsenden Pflanzen infolge der höheren Temperatur günstiger[1]. Trotzdem war bei ihnen eine Hemmung des Längenwachstums durch die Schwerkraft deutlich erkennbar; sie betrug im Durchschnitt 13 %. Fast durchgängig stellte bei den vertikal abwärts gerichteten Pflanzen das erste Blatt das Wachstum einen Tag früher ein, als bei den normalen, und das zweite Blatt erschien einen Tag eher. Die invers wachsenden Organe hatten also ihr Wachstum früher abgeschlossen, als die normal wachsenden, eine Tatsache, die schon bei *Phycomyces*-Sporangien bei längerer Inversstellung beobachtet wurde.

Tabelle V.

Keimpflanzen von *Hordeum vulgare.*

Länge	I		II		III		IV		V		Temp. °C.	
in mm	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	30	30	31	31	27	27	20	20	26	26	25,2	26,4
2. „	73	73	70	65	79	64	55	56	74	62	25,2	26,5
3. „	143	125	129	120	145	126	121	109	149	122	25,0	26,2
4. „	186	171	181	166	191	173	183	150	210	177	25,4	26,5
Hemmung	8 %		8 %		9 %		18 %		15 %			

1) Dasselbe bezieht sich auch auf die folgenden Tabellen.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Länge in mm	VI n	VI i	VII n	VII i	VIII n	VIII i	IX n	IX i	Temp. ° C. n	Temp. ° C. i
1. Tag	28	28	29	29	34	34	23	23	25,2	26,4
2. „	79	62	68	68	76	75	70	61	25,2	26,5
3. „	150	121	146	125	148	130	127	119	25,0	26,2
4. „	213	174	205	171	210	181	186	168	25,4	26,5
Hemmung	18 %		17 %		14 %		10 %			

Die Versuchsreihe mußte am vierten Tage abgebrochen werden, ich konnte daher das Wachstum des ersten Blattes nicht bis zu Ende verfolgen. Die Tabelle zeigt aber, wie die vorige, ein Zurückbleiben der invers wachsenden Pflanzen hinter denjenigen in aufrechter Stellung. Die durchschnittliche Hemmung beträgt 13 %.

Tabelle VI.

Keimpflanzen von *Avena sativa.*

Länge in mm	I n	I i	II n	II i	III n	III i	IV n	IV i	V n	V i	VI n	VI i	VII n	VII i	Temp. °C. n	Temp. °C. i
1. Tag	42	42	30	29	18	18	25	25	30	30	32	32	30	30	23,6	25,6
2. „	61	60	55	55	32	34	45	45	57	45	55	57	55	57	21,2	25,4
3. „	95	100	95	95	62	65	80	85	98	78	90	97	95	90	21,6	25,8
4. „	131	140	136	135	102	97	115	120	138	113	130	137	131	123	23,0	25,2
5. „	166	175	175	179	139	123	147	159	176	150	164	160	170	150	22,0	25,6
6. „	199	186	200	194	160	140	169	159	203	165	187	168	191	168	23,6	25,6
7. „	211	186	207	194	164	140	170	159	208	167	194	168	192	180	24,2	27,0
8. „	211	186	207	194	166	140	174	159	210	167	195	168	195	180	24,0	26,0
Hemmung	12 %		6 %		16 %		9 %		20 %		14 %		8 %			

Die Versuchsreihe mit *Avena sativa* zeigt dieselben Erscheinungen wie die vorhergehenden. Die Pflanzen in der Inverslage, die zu Beginn des Versuchs sogar etwas schneller wuchsen (jedenfalls infolge der Temperaturunterschiede) als die in der Normalstellung, blieben vom vierten Tage an im Wachstum zurück und beendeten es durchgängig ein bis zwei Tage früher als die Vergleichspflanzen. Das zweite Blatt erschien auch bei ihnen, entsprechend dem früher beendeten Wachstum des ersten Blattes, ein bis zwei Tage eher. Die durchschnittliche Hemmung betrug 11 %. Bei zwei weiteren Versuchsreihen mit Haferkeimlingen, die sich überhaupt wegen ihres starken positiven Heliotropismus zu den Versuchen sehr geeignet erwiesen, ergab sich eine durchschnittliche

Hemmung von 8 % und 10 %. Ich beschränke mich aber auf diese Angaben, da die Versuche im übrigen dieselben Beobachtungsmomente ergaben. Die vorliegenden Resultate bei Versuchen mit monokotylen Keimpflanzen ergaben, kurz zusammengefaßt, folgende Hauptpunkte.

Es kommt eine Hemmung des Längenwachstums der inversgestellten Organe einmal dadurch zustande, daß durch die Wirkung der Schwerkraft eine Verringerung des täglichen Zuwachses bewirkt wird. Ferner wird unter dem hemmenden Einfluß der Schwerkraft das Wachstum eines inversgestellten Organs früher sistiert, als das in der Normallage der Fall zu sein pflegt.

Schließlich benutzte ich noch zu den Versuchen nach der Beleuchtungsmethode Keimpflanzen von *Lepidium sativum*, der einzigen dikotylen Keimpflanze, die im Beleuchtungsapparat die inverse Lage beibehielt. Sie machte aber mehr Schwierigkeiten als die Gramineen. Ich ließ die jungen Pflanzen immer erst einige Zeit im Tageslicht stehen, bis nach dem Abwerfen der Samenschale die Geradestreckung des Hypokotyls erfolgt war. Wurden die Pflanzen vorzeitig in die künstliche Beleuchtung gebracht, ehe die Krümmung des Hypokotyls ganz ausgeglichen war, so trat dies bei den inversgestellten Pflanzen oft überhaupt nicht ein[1]). Wahrscheinlich war die Lichtintensität nicht groß genug. Solche Pflanzen mit gekrümmtem Hypokotyl, bei denen sich also die Plumula nicht in vertikal abwärts gerichteter Lage befand, zeigten immer ein abweichendes Verhalten von den Geradegestreckten. Diese Tatsache sei einstweilen hier registriert. Es wird auf diese Erscheinung später bei den Versuchen mit *Cucurbita*- und *Phaseolus*-Keimpflanzen genauer eingegangen. Auf der folgenden Seite bringe ich eine von drei Versuchsreihen mit *Lepidium sativum*.

Die durchschnittliche Hemmung der inversgewachsenen Pflanzen beträgt bei dieser Versuchsreihe 19 %. Zwei weitere Versuchsreihen mit Keimpflanzen von *Lepidium* ergaben eine durchschnittliche Hemmung der inversgestellten Pflanzen von 18 % und 26 %. Das bei den Monokotylen beobachtete Verhalten unter dem Einfluß der Schwerkraft bei der Inversstellung gilt auch für diese Pflanze.

---

1) Trotz der ausgesprochenen heliotropischen Sensibilität von *Lepidium sativum* konnte ich dieses Verhalten wiederholt beobachten.

Tabelle VII.
Lepidium sativum (vgl. Messung des Hypokotyls).

Länge in mm	I. n	I. i	II. n	II. i	III. n	III. i	IV. n	IV. i	V. n	V. i	VI. n	VI. i	Temperatur C.° n	Temperatur C.° i
1. Tag	26	26	20	20	19	19	15	15	12	12	15	15	22,2	24,6
2. „	31	30	32	24	25	20	25	23	21	21	28	16	24,6	26,0
3. „	33	32	34	27	27	22	27	25	24	23	30	19	25,0	26,4
4. „	36	32	40	27	30	24	29	25	27	25	35	26	24,2	25,8
5. „	36	33	41	27	31	24	29	28	28	27	36	26	24,0	24,8
6. „	36	33	42	27	31	24	30	28	30	27	37	26	24,8	26,2
7. „	36	33	42	27	32	24	32	28	30	27	37	26	25,2	26,2
Hemmung	11%		35%		25%		13%		10%		22%			

Die nun folgenden vergleichenden Beobachtungen erstreckten sich auf normal- und inverswachsende Hypokotyle oder Epikotyle der Keimpflanzen von *Cucurbita pepo*, *Helianthus annuus*, *Phaseolus multiflorus* und *Ricinus communis*. Für diese Pflanzen genügte das bisher ausreichende Hilfsmittel der Beleuchtung nicht, um sie in der inversen Lage an der negativ geotropischen Aufrichtung zu verhindern. Es kamen für sie daher die eingangs beschriebenen beiden Arten einer mechanischen Fixierung in vertikal-inverser Stellung zur Anwendung. Wie schon angedeutet wurde, kamen auch bei diesen Untersuchungen Keimpflanzen zur Verwendung.

Außer dem schon früher betonten Vorteil, der in dem raschen Wachsen von Keimlingen im Vergleich mit älteren, langsam wachsenden Organen (zB. den langsam wachsenden Zweigen von Holzgewächsen) liegt, kamen folgende maßgebende Gründe als bestimmend für die Benutzung von Keimpflanzen hinzu.

In dem Hypokotyl der Keimpflanze von *Cucurbita*, *Helianthus* und *Ricinus*[1]) bietet sich ein sehr geeignetes Objekt zu vergleichenden Wachstumsmessungen dar. Es ist leicht, sich Vergleichspaare von möglichst übereinstimmendem Habitus, gleicher Länge und Stärke, in genügender Anzahl zu ziehen. Man ist deshalb auch nicht in so weit gehendem Maße, wie etwa bei vergleichenden Messungen an Zweigen verschiedener Bäume, genötigt, mit individuellen Verschiedenheiten bei der Entwicklung der Pflanze rechnen zu müssen, wenn sich solche auch trotzdem noch einstellen. Die Benutzung schon weiter differenzierter Organe (in Hauptachse, Seitensprosse usw.) hat folgende Bedenken. In einem höher differenzierten Organismus bestehen weitgehende korrelative

1) Auch der epikotyle Sproß des *Phaseolus*-Keimlings ist in der Jugend wenig differenziert.

Wechselbeziehungen. Durch ihr kompensierendes Zusammenwirken kann die Reaktion auf einen Schwerkraftsreiz, die sich bei Keimpflanzen einfach in einer Wachstumshemmung der Hauptachse äußert, komplizierter und damit eventuell schwerer kontrollierbar werden[1]).

Ein weiterer Vorzug bei der Verwendung von Keimpflanzen kommt für die Versuchsanstellung in Frage. Um die Sprosse der Versuchspflanzen in ihrer ganzen Länge in möglichst idealer inverser Vertikalstellung zu erhalten, muß bei der Belastungsmethode der Angriffspunkt des Zuggewichts in möglichster Nähe der Sproßspitze liegen. Ist dies bei Versuchen mit *Phaseolus multiflorus* beispielsweise nicht der Fall, so krümmt sich die Sproßspitze sofort negativ geotropisch auf. Dies ist für die Versuchsanstellung unzulässig. Außerdem bietet die Sproßspitze des *Phaseolus*-Keimlings der Zugschlinge sehr wenig Halt. Bei der Benutzung von *Helianthus*- und *Cucurbita*-Keimlingen dagegen kann man die Zugschlinge dicht unter den Kotyledonen befestigen und so das Abgleiten derselben verhindern. Bei hinreichender Belastung streckt sich dann das Hypokotyl vollkommen gerade. Die Plumula der Keimpflanzen, die man bei fortschreitendem Wachstum nicht am Aufkrümmen hindern kann[2]), steckt im Jugendstadium noch zwischen den Kotyledonen. Sie beginnt erst sich lebhaft zu strecken, wenn sich das Wachstum des Hypokotyls seinem Ende zuneigt oder schon ganz abgeschlossen ist. Die Wichtigkeit dieses Umstandes für die Erzielung der genauen Vertikallage der Pflanze während der Versuchsdauer ist ersichtlich. Letzteres gilt auch für die zweite Methode einer mechanischen Erhaltung der Inversstellung.

Es folgen nunmehr eine Reihe von Tabellen, welche den durch die Schwerkraft bewirkten Effekt auf das Wachstum der zuletzt besprochenen Pflanzen illustrieren. Es wurden mit jeder Versuchspflanze mindestens eine Versuchsreihe nach den beiden verschiedenen Methoden mechanischer Inverserhaltung angestellt.

Zunächst bringe ich Versuchsreihen, die mit Keimpflanzen von *Helianthus annuus* ausgeführt wurden. Die Pflanze erwies sich

---

1) Zu solchen komplizierteren Reaktionen gehören die von Raciborski beobachteten Wachstumsverhältnisse hängender Langtriebe bei tropischen Schlingpflanzen. Bei ihnen wird durch die Schwerkraftswirkung in der Inverslage neben einer Wachstumssistierung der Hauptachse die Bildung von Kurztrieben aus Achselknospen des Langtriebes bewirkt, ein Verhalten, das der Langtrieb normaliter nicht zeigt.

2) Sie ist infolge des Etiolements meist sehr zart und leicht verletzlich und läßt sich deshalb nicht gleichfalls belasten.

als sehr geeignet zu den Beobachtungen. Ihr Hypokotyl ist bei lebhaftem Streckungswachstum nicht sehr stark und wird schon durch eine geringe Belastung von 23 g vollkommen gestreckt invers gehalten. Die viel kräftigeren Keimlinge von *Cucurbita* und *Phaseolus* bedingten auch eine entsprechend stärkere Belastung zur Erhaltung der Inversstellung; meist waren dazu drei bis vier Zuggewichte nötig. Bei der Verwendung sehr junger Pflanzen erfährt aber die Steigerung der Belastung dadurch eine Beschränkung, daß das Wurzelsystem zu Anfang des Versuchs noch wenig verzweigt ist und demzufolge bei starkem Zug die Pflanze nicht im Boden halten kann. Auch bei *Helianthus* wurden trotz der geringen Belastung einige Keimpflanzen durch das Zuggewicht aus dem Boden herausgerissen.

Tabelle VIII.

Helianthus annuus. 1. Zugmethode. Belastung 23 g.
Temperatur-Durchschnitt 21° C.

Länge in mm	I. n	I. i	II. n	II. i	III. n	III. i	IV. n	IV. i	V. n	V. i	VI. n	VI. i	VII. n	VII. i
1. Tag	29	29	31	28	21	22	31	28	27	30	39	39	29	30
2. „	63	48	64	38	40	37	52	48	59	58	71	70	52	56
3. „	116	85	101	84	70	70	100	92	93	93	100	95	105	98
4. „	166	119	128	130	105	104	140	145	121	115	112	114	148	137
5. „	190	135	168	137	133	120	168	162	131	125	118	117	176	152
6. „	211	144	194	144	150	134	183	175	140	132	122	118	199	162
7. „	225	147	205	145	159	140	185	189	148	138	126	123	215	167
8. „	235	150	210	148	—		207	193	155	140	130	125	223	172
9. „	238	150	210	150	—		214	196	165	140	133	125	227	175
10. „	240	150	210	150	—		215	196	165	140	133	125	230	175
Hemmung	38%		29%		12%		8%		15%		6%		24%	

Länge in mm	VIII. n	VIII. i	IX. n	IX. i	X. n	X. i	XI. n	XI. i	XII. n	XII. i	XIII. n	XIII. i
1. Tag	23	22	26	25	40	40	38	38	42	42	45	45
2. „	55	54	58	60	61	60	60	53	59	63	58	56
3. „	111	105	112	106	88	85	82	65	77	85	77	75
4. „	158	138	157	144	121	118	111	77	114	118	100	97
5. „	176	155	186	160	142	138	129	87	136	143	122	112
6. „	—		208	173	154	147	143	90	152	154	140	120
7. „	—		222	180	161	153	151	96	165	162	150	124
8. „	—		230	180	165	157	157	99	170	165	155	125
9. „	—		232	180	170	160	161	102	175	170	157	127
10. „	—		235	180	176	164	168	105	180	170	160	130
Hemmung	12%		23%		6%		36%		6%		19%	

Wie aus der vorstehenden Tabelle zu ersehen ist, blieben die inversgestellten Pflanzen bei gleicher Belastung und gleichen Außenbedingungen ausnahmslos hinter den normal aufwärts wachsenden Vergleichspflanzen im Längenwachstum zurück. Die Versuchspaare 4, 6, 10 und 12 erreichten nur einen Wachstumsunterschied von 6 % bis 8 %. Es waren in diesen Fällen trotz sorgfältiger Auswahl des Materials die inversgestellten Keimlinge doch etwas kräftiger als die Vergleichspflanzen; sie wuchsen anfangs sogar etwas schneller. Schließlich kam aber auch bei ihnen die wachstumshemmende Wirkung der Schwerkraft so stark zur Geltung, daß sie von den Pflanzen in normaler Stellung überholt wurden. Bei allen andern Versuchspaaren betrug die durchschnittliche Wachstumshemmung in der Inversstellung 23 %. Bei dieser Versuchsreihe ist noch eine Beobachtung zu verzeichnen, die ich bei andern Keimpflanzen nicht wieder machen konnte. Es wuchs nämlich bei vier Versuchspaaren, nachdem das Wachstum des Hypokotyls abgeschlossen war, die Plumula der inversgestellten Pflanzen gestreckt abwärts, ohne sich negativ geotropisch aufzukrümmen. Die Plumula dieser Keimlinge hatte vielleicht die Wachstumsnutationen eingestellt und verblieb auf diese Weise in der vertikal inversen Ruhelage. Andere Gründe für dieses Verhalten ließen sich nicht finden, da die Pflanzen vollkommen intakt waren. Die abwärts wachsende Plumula erreichte in den beobachteten Fällen eine Länge von 45—70 mm und starb dann allmählich ab (in Fig. 3 die inverswachsenden Pflanzen No. 1, 8 und 9).

Für die folgende Versuchsreihe kam die zweite der früher beschriebenen Methoden einer mechanischen Invershaltung in Anwendung.

Tabelle IX.

Helianthus annuus. (2. Methode.) Temperatur-Durchschnitt 23° C.

Länge	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
in mm	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	40	40	45	45	71	69	34	34	45	45	45	45	55	55	53	53
2. „	52	47	51	60	106	87	58	42	68	59	61	66	76	79	79	74
3. „	86	70	71	80	126	105	82	53	91	78	105	114	108	106	113	95
4. „	108	96	98	80	147	122	111	63	144	99	136	145	136	132	147	114
5. „	154	123	126	80	170	140	155	69	134	124	162	160	170	162	186	138
6. „	200	162	—		180	148	189	78	158	143	187	177	192	182	210	146
7. „	225	179	—		187	154	—		170	157	—		210	200	228	165
8. „	245	179	—		—		—		—		—		—		—	
Hemmung	27 %		36 %		18 %		57 %		8 %		5 %		5 %		28 %	

Es ergab sich auch bei dieser Art der Versuchsanstellung, daß sämtliche in inverser Stellung befindlichen Pflanzen im Wachstum gehemmt wurden. Die durchschnittliche Hemmung betrug 30 %. Auch in dieser Versuchsreihe sind zwei Fälle zu verzeichnen, in denen die anfangs schneller wachsenden Pflanzen in der Inversstellung schließlich doch hinter den in Normalstellung befindlichen Kontrollpflanzen zurückblieben, nur erreichte bei ihnen die prozentuale Hemmung nicht die Höhe, wie bei den übrigen Exemplaren.

Die weiteren Untersuchungen erstreckten sich auf Kürbis-Keimlinge. Die Belastung, welche erforderlich war, um die Pflanzen in inverser Lage zu erhalten, betrug 92 g (= 4 Zuggewichten). Aus früher angeführten Gründen[1]) wurde nicht sofort eine starke Belastung angewandt, sondern zu Beginn des Versuchs der Zug soweit gesteigert, daß er eben ausreichte, um eine negativ geotropische Krümmung zu verhindern. Im übrigen ergaben sich dieselben Momente wie bei den *Helianthus*-Keimpflanzen. Folgende Tabellen mögen dies illustrieren.

Tabelle X.

Cucurbita pepo. 1. Zugmeth. Belast. 92 g. Temp.-Durchschn. 21 °C.

Länge in mm	I. n	I. i	II. n	II. i	III. n	III. i	IV. n	IV. i	V. n	V. i	VI. n	VI. i
1. Tag	55	55	55	55	65	65	50	50	85	85	75	75
2. „	90	80	82	90	112	83	75	75	103	95	101	95
3. „	138	106	130	131	137	113	96	93	124	100	122	113
4. „	180	137	179	171	192	149	110	105	136	101	131	121
5. „	205	150	205	195	220	160	121	109	140	102	134	123
6. „	216	155	222	201	237	176	123	110	142	103	134	123
7. „	218	160	223	201	240	180	127	110	143	103	n gerissen	
8. „	218	163	223	201	240	185	130	110	143	103	—	
Hemmung	24 %		10 %		23 %		15 %		28 %		8 %	

Tabelle XI.

Cucurbita pepo. 1. Zugmeth. Belast. 92 g. Temp.-Durchschn. 23 °C.

Länge in mm	I. n	I. i	II. n	II. i	III. n	III. i	IV. n	IV. i	V. n	V. i	VI. n	VI. i	VII. n	VII. i
1. Tag	47	47	40	40	45	45	20	20	20	20	47	47	15	15
2. „	55	52	44	50	56	56	25	40	38	31	129	93	39	19

1) Vgl. p. 531.

(Fortsetzung der Tabelle).

Länge in mm	I.		II.		III.		IV.		V		VI.		VII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
3. Tag	75	68	64	75	80	73	47	58	57	53	150	120	65	40
4. „	155	100	155	130	142	115	78	81	78	69	160	137	80	45
5. „	171	103	160	134	148	120	149	91	110	73	160	137	97	51
6. „	184	105	172	142	154	121	156	97	111	80	163	137	110	60
7. „	185	105	172	142	156	124	163	100	111	83	163	137	—	
Hemmung	44 %		17 %		21 %		38 %		26 %		14 %		45 %	

Die vorstehenden Tabellen bestätigen wiederum die Tatsache, die sich bei allen bisher angestellten Versuchen mit monokotylen und dikotylen Keimpflanzen ergeben hatten.

Die inverswachsenden Pflanzen erreichten in allen Fällen wiederum nicht die Länge der Vergleichspflanzen in normaler Stellung. Allerdings schwanken die prozentualen Werte der Hemmung in weiteren Grenzen als bei den vorhergehenden Versuchen. Es machten sich überhaupt bei den Keimpflanzen von *Cucurbita* individuelle Verschiedenheiten im Wachstum stärker geltend als bei den bisher verwendeten Pflanzen. Die durchschnittliche Hemmung der inversgestellten Keimlinge beträgt für die obigen zwei Tabellen 18 % und 29 %. Auch hier kam es vor, daß die Pflanzen in der Inversstellung anfangs schneller wuchsen, sie stellten aber doch alle das Wachstum früher ein als die Kontrollpflanzen.

Die folgenden Versuche, bei denen die Keimpflanzen von *Cucurbita* durch Fixierung der Kotyledonen in der Inversstellung erhalten werden sollten, nahmen dadurch einen andern als den beabsichtigten Verlauf, daß sich die Versuchsmethode als unzureichend herausstellte. Die Kotyledonen der meisten Versuchspflanzen führten nämlich — wahrscheinlich infolge eines aus der Befestigungsweise resultierenden Druckreizes — Krümmungen (Einrollung usw.) aus, durch welche der Kontakt mit der Korkplatte gewaltsam gelockert wurde. Infolge der erlangten Bewegungsfreiheit führte das Hypokotyl, und mit ihm die Plumula, dieser Pflanzen nun seinerseits in beschränktem Maße negativ geotropische Krümmungen aus, verließ also, kurz gesagt, die Vertikalinverslage. Die bogenförmigen Krümmungen des Hypokotyls waren so stark, daß die Sproßspitze bis zu 45° von der Lotrichtung abgelenkt wurde. Als weitere Folge dieser Lagenänderung der Sproßspitze begann die Plumula sich meist schon zu strecken, ehe das Wachs-

tum des Hypokotyls abgeschlossen war, und richtete sich in kurzer Zeit negativ geotropisch auf. Dies Moment bringt nun eine wesentliche Veränderung der sonst bei der Inversstellung maßgebenden Bedingungen mit sich, und infolgedessen auch eine solche des Wachstums. Dies mögen vorläufig die folgenden Tabellen erläutern.

In den nachstehenden Beobachtungsreihen gibt ein P hinter dem Tageszuwachs an, daß die Aufkrümmung der Plumula bei den inversgestellten Pflanzen eingetreten war.

Tabelle XII.

Cucurbita pepo. 2. Methode. Temperatur-Durchschn. 23° C.

Länge	I.		II.		III.		IV.		V.		IV.		VII.		VIII.	
in mm	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1. Tag	40	40	44	44	34	35	20	20	55	55	62	62	60	60	47	47
2. „	53	52	62	58	39	37	39	35	61	58	73	70	78	74	129	93
3. „	79	71	**83**	**80** P	55	39	61	49	69	63	83	79	**98**	**91** P	150	120
4. „	91	91	84	94	82	42	81	65	**91**	**82** P	**92**	**89** P	112	108	160	137
5. „	107	92	84	95	104	48	103	85	104	94	95	97	121	117	165	140
6. „	114	94	85	102	130	59	122	100	113	105	98	100	127	122	165	140
7. „	120	94	88	105	153	73	**131**	**120** P	116	110	98	101	128	126	—	
8. „	128	95	88	105	172	82	136	135	116	114	**98**	**102**	**129**	**126**	—	
9. „	132	97	88	109	188	88	137	143	117	115	—		—		—	
	134	98	**89**	**109**	196	91	**138**	**152**	**117**	**115**	—		—		—	

Nur bei drei Versuchspaaren bewahrten die Pflanzen in der Inverslage die vollkommene Vertikalstellung und zeigten dementsprechend die bekannte Reduktion des Wachstums, bei allen übrigen wuchs die Plumula aus und krümmte sich auf, nachdem durch die vorerwähnten Krümmungen des Hypokotyls die Sproßspitze aus der inversen Gleichgewichtslage herausgebracht war. Bis zur Aufkrümmung der Plumula hatten die Hypokotyle der inversgestellten Pflanzen die bisher beobachtete Hemmung erkennen lassen[1]), von jetzt ab zeigten sie plötzlich lebhafteres Wachstum und erreichten die Vergleichspflanzen in ihrer Länge annähernd oder überholten sie sogar.

Die Beobachtung dieser auffälligen Erscheinung führte notwendigerweise zu der Vermutung, daß dieser Ausgleich der Wachstumsreduktion bei den inversgestellten Keimpflanzen mit der

1) Die Hemmung ist natürlich noch nicht sehr groß, da die Aufkrümmung der Plumula meist schon am 3. oder 4. Tage nach Beginn des Versuchs erfolgte.

Lagenänderung der Sproßspitze in Zusammenhang stehen müsse. Es machte sich deshalb die experimentelle Erörterung der Frage nötig:

Beeinflußt die negativ geotropische Aufkrümmung der Sproßspitze korrelativ das Wachstum der inversgestellten Pflanzen?

Die Untersuchungen nach diesem Gesichtspunkte machten die Verwendung von Keimpflanzen nötig, bei denen man die negativ geotropische Aufkrümmung der Sproßspitze aus der Inverslage nach Belieben früher oder später eintreten lassen kann, ohne im übrigen die Vertikalstellung des ganzen Sproßstückes ändern zu müssen. Bei den Keimpflanzen von *Cucurbita* und *Helianthus* beginnt nun aber die Plumula meist erst dann sich zu strecken, wenn das maximale Wachstum des Hypokotyls bereits überschritten ist. Es ließ sich daher vermuten, daß der durch Aufkrümmung der Vegetationsspitze bewirkte Effekt im Wachstum des inversgestellten Sprosses, sofern er sich überhaupt nachweisen ließ, dann noch größer ausfallen würde, wenn das hypokotyle oder epikotyle Sproßstück nach Aufkrümmung der Sproßspitze sein maximales Streckungswachstum noch nicht überschritten hat. Es ist dabei natürlich nicht nötig, Keimpflanzen zu benutzen, die in ein oberirdisches Hypokotyl und Plumula differenziert sind. Ebenso geeignet sind Pflanzen, deren epikotyler Sproß die Anbringung einer Zugschlinge in der Nähe der Sproßspitze so gestattet, daß sich die letztere unbehindert aufkrümmen kann, der größte, noch wachsende Teil des Epikotyls aber in vertikal abwärts gerichteter Stellung bleibt.

Dies läßt sich sehr leicht bei Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* erreichen, die sich zu den früheren Versuchen weniger eigneten, eben weil sehr leicht bei der Inversstellung ein Aufkrümmen der Sproßspitze eintritt. Den Eintritt der Aufkrümmung regulierte ich in folgender Weise. Sollte die Sproßspitze der inversgestellten Pflanze sich schon von Beginn des Versuchs an in aufwärts gerichteter Stellung befinden, so wurde die Zugschlinge sofort 1—1,5 cm von der Sproßspitze entfernt angelegt, die sich bei dieser Versuchsanstellung in der Inverslage sofort negativ geotropisch aufrichtete. Sollte die Sproßspitze dagegen eine beliebige Zeit in vertikal abwärts gerichteter Lage bleiben, so wurde die Zugschlinge

dicht unter der Sproßspitze angebracht. Nach beliebiger Zeit brauchte sie nur in größeren Abstand von der Sproßspitze gerückt, und dieser somit die negativ geotropische Aufkrümmung gestattet zu werden. Es wurden zu dem ersteren Versuche vorteilhaft ganz junge Keimlinge benutzt, da das Epikotyl der Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* beim Durchbrechen der Samenschale eine vollständig abwärts gerichtete Lage der Sproßspitze zeigt. Bringt man die Pflanzen in diesem Jugendzustande in die Inversstellung, so findet nicht erst eine Geradestreckung des Epikotyls statt. Es handelt sich bei dieser Krümmung des Epikotyls nicht um eine positiv geotropische Stimmung, wie sie von Copeland[1]) für die Hypokotyle verschiedener Keimpflanzen angegeben wird.

Zur Aufklärung der Frage, ob und bis zu welchem Grade die Lage der Sproßspitze auf das Wachstum des Sprosses einen korrelativen Einfluß ausübt, stellte ich folgende Versuche an.

Zunächst war zu untersuchen, ob der inversgestellte Sproß erneut wachstumstätig wird, wenn sich die Sproßspitze aufkrümmt, nachdem in dem inversgehaltenen Sproßstück das Wachstum bereits beendet ist. Nach diesbezüglichen Beobachtungen, die ich gelegentlich schon bei den Versuchen mit *Helianthus*- und *Cucurbita*-Keimpflanzen machte, war ein negatives Resultat zu erwarten. Es hatte sich bei diesen Versuchen in vielen Fällen die Plumula inversgestellter Pflanzen mit ausgewachsenem Hypokotyl aufgekrümmt, als die vergleichenden Messungen an andern Versuchspaaren noch nicht beendet waren. Solange an diesen länger wachsenden Pflanzen die Beobachtungen noch fortgesetzt wurden, kontrollierte ich auch die ausgewachsenen Pflanzen bei den täglichen Messungen noch mit. Es konnte aber nie nach dem Auswachsen und der negativ geotropischen Aufrichtung der Plumula ein nachträglicher Ausgleich der Wachstumshemmung in dem ausgewachsenen Hypokotyl beobachtet werden. Dasselbe bestätigte eine Reihe von Versuchen, bei denen Kürbiskeimlinge bei gleichzeitiger Anwendung der Belastungsmethode in 24stündigen Perioden abwechselnd normal und inversgestellt wurden. Auch hier konnte keine Wiedererweckung der Wachstumstätigkeit in den ausgewachsenen Partien konstatiert werden, nachdem die Pflanze, deren Hypokotyl in den letzten 24 Stunden keinen Zuwachs mehr gezeigt hatte, wieder in die Normalstellung gebracht worden war.

---

1) Copeland, a. a. O.

Die letztgenannten Versuche ergaben, gleicherweise wie die Untersuchungen mit *Phycomyces*, Wachstumskurven, die in der Zeit der Inversstellung eine Reduktion der Wachstumsgeschwindigkeit erkennen ließen.

Der vorliegende Versuch mit *Phaseolus*-Keimpflanzen wurde jedoch noch unter einem andern Gesichtspunkte vorgenommen. Nach bisher gemachten Erfahrungen tritt bei der Rückführung eines inversgestellten Organs in die Normallage eine gewisse Beschleunigung des Wachstums ein[1]). Ich verglich daher, nachdem das Wachstum des inversgestellten Sproßstückes beendet war, das Wachstum des aufgerichteten Gipfelteils der inversgestellten Pflanzen mit dem analogen Sproßstück der normal stehenden Vergleichspflanze. Die folgende Tabelle zeigt, daß auf die Hemmung des inversgestellten epikotylen Sproßstückes eine Beschleunigung des aufgerichteten Gipfelteiles folgt, sodaß die Gesamtlänge der normal wachsenden Kontrollpflanze bald erreicht und sogar überholt wurde.

Tabelle XIII.

Phaseolus multiflorus. Belastung 69 g. Temper.-Durchschn. 20° C.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	38	38	44	42	48	48	38	40	42	40
2.	55	52	63	54	74	63	51	51	59	49
3.	89	72	102	72	115	100	74	71	87	72
4.	107	75	125	78	127	123	88	82	107	81
5.	108	80	136	80	149	133	95	86	120	83
6.	118	80	136	80	149	133	95	86	120	83
Zuwachs d. freien, aufgekrümmten Gipfelteils d. Inversen u. d. Gipfelteils d. Norm.										
6.	42	70	57	120	80	97	55	105	75	118
7.	88	115	100	175	138	153	90	150	125	175
8.	168	175	138	240	185	225	130	217	167	240

Tag	VI.		VII.		VIII.		IX.		X.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	58	56	83	81	40	40	59	59	77	77
2.	80	63	105	88	55	58	90	85	110	85
3.	98	82	134	103	74	71	127	108	120	102
4.	100	88	142	105	89	75	162	123	141	112
5.	101	90	144	107	94	75	185	123	145	112
6.	101	90	144	110	94	75	190	123	146	112

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., 2. Bd., p. 125. Vgl. auch die Wachstumskurven von *Phycomyces* nach einstündiger Inversstellung, p. 521.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Zuwachs d. freien, aufgekrümmten Gipfelteils d. Inversen u. d. Gipfelteils d. Norm.

Tag	VI.		VII.		VIII.		IX.		X.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
6.	135	115	100	155	32	50	25	53	68	86
7.	160	170	170	218	75	100	52	113	125	160
8.	182	220	210	235	143	165	140	190	200	256

Bei den Pflanzen der vorstehenden Versuchsreihe betrug die Wachstumshemmung in der Inversstellung durchschnittlich 10%. Die maximale Streckungstätigkeit fiel in die Zeit vom 2. bis 3. Tage der Versuchsdauer; von da an nahmen die täglichen Zuwachswerte schnell an Größe ab. Am 5. Tage wurde dem Gipfelteile der inversgestellten Pflanzen die negativ geotropische Aufrichtung ermöglicht. Die Messungen des inversgestellten Sproßstückes wurden noch mehrere Tage fortgesetzt, es traten aber nach dem 6. Tage keine Veränderungen in der Länge der Epikotyle mehr ein. Dagegen zeigten die aufgerichteten Gipfelteile der inversgestellten Pflanzen eine Beschleunigung des Wachstums, sie hatten nach drei Tagen das analoge Sproßstück der normal wachsenden Pflanzen in der Länge um 30% überholt.

Es wurde nun weiter untersucht, ob das Wachstum eines inversgestellten Sprosses irgend eine Beeinflussung erfährt, wenn die Aufkrümmung der Sproßspitze zur Zeit des stärksten Wachstums des Sprosses erfolgt, oder wenigstens, solange er noch **streckungsfähig ist.**

Der Sproßspitze der hierzu benutzten *Phaseolus*-Keimlinge wurde schon am dritten Tage die negativ geotropische Aufrichtung ermöglicht. Da die Keimpflanzen sehr sensibel waren, erfolgte die Aufkrümmung sehr schnell und war am vierten Tage die Sproßspitze bei allen Pflanzen vollkommen negativ geotropisch aufgerichtet.

In der folgenden Tabelle ist die Aufkrümmung der Sproßspitze durch fetten Druck des Tageszuwachses angedeutet.

Tabelle XIV.

Phaseolus multifl. Belastung 69 g. Temp.-Durchschn. 20° C.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	20	20	13	13	16	16	18	19	30	30	25	23	38	35	23	23
2.	43	38	37	37	43	40	37	40	57	46	48	27	70	60	40	38

(Fortsetzung der Tabelle.)

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
3.	69	**69**	77	**67**	88	**79**	69	**63**	130	**110**	85	**71**	125	**124**	100	**80**
4.	93	**102**	148	**177**	160	**150**	115	**150**	155	**140**	116	**91**	191	**180**	116	**130**
5.	101	118	148	200	160	170	132	180	172	210	120	125	202	242	130	170
6.	103	118	148	208	160	190	144	192	175	215	122	127	202	242	140	172
7.	103	118	148	208	160	192	144	195	175	218	122	130	202	242	140	172
	Länge des freien (bei den inversen Pflanzen aufgekrümmten) Gipfelteils.															
7.	165	95	250	210	220	160	125	180	120	90	110	75	170	100	60	70

Die Pflanzen dieser Versuchsreihe zeigten im Verlauf der ersten drei Tage wieder das bisher beobachtete Verhalten. Die Keimlinge in der Inversstellung erschienen fast alle gegenüber den normal wachsenden Vergleichspflanzen deutlich gehemmt. Mit der Aufkrümmuug der Sproßspitze, also vom dritten Tage an, begann aber bei allen ein beschleunigtes Wachstum des bisher gehemmten Epikotyls.

Um diese eigenartige Erscheinung verständlich zu machen, muß ich kurz die Wachstumsverteilung im Sprosse besprechen. Sachs[1]) teilte die Sproßachse von *Phaseolus multiflorus*, von der Sproßspitze beginnend, in zwölf Querzonen von 3,5 mm Länge ein und beobachtete das Streckungswachstum des Sprosses während 40 Stunden. Es zeigte sich die Wachstumsverteilung im Sproß derart, daß die Zuwachsgröße der Zonen von der Spitze aus nach abwärts bis zur vierten Zone zunahm und in dieser ihr Maximum erreichte. Von der fünften Zone ab sanken die Zuwachswerte wieder bis zur zwölften, in welcher die Wachstumsfähigkeit des Sprosses nahezu erloschen ist.

Ich befestigte bei den soeben besprochenen Versuchen die Zugschlinge in einer Entfernung von 1—1,5 cm von der Sproßspitze, sodaß sie sich etwa in einer Länge von 1 cm aufkrümmen konnte. Es befanden sich also, nach der Einteilung von Sachs gerechnet, ungefähr die ersten drei Zonen in vertikal aufwärts gerichteter Stellung, die vierte bis zwölfte Zone aber in inverser Lage. Die vierte Zone war eventuell an der Bildung des Bogens beteiligt, der durch die Aufkrümmung der Sproßspitze entstand, blieb aber jedenfalls in einer nahezu inversen Lage. Der größte Teil des wachstumstätigen Sproßstückes befand sich also in inverser,

1) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiol., II. Aufl., p. 555.

das erste Drittel der wachsenden Zonen aber in vertikal aufwärts gerichteter Stellung. Es war zu erwarten, daß das aufgerichtete Sproßstück des Keimlings die schon früher beobachtete Beschleunigung beim Übergang aus der Inversstellung in die Normalstellung zeigen würde. Es trat jedoch, wie die Tabelle zeigt, nicht nur eine Wachstumsbeschleunigung des aufgerichteten Spitzenteils, sondern auch eine Beschleunigung in dem noch streckungsfähigen Teile des abwärtsgerichteten Epikotyls ein. Die Wachstumsbeschleunigung dauerte etwa zwei Tage und war so lebhaft, daß die normalwachsenden Pflanzen in der Länge von den inversgestellten Keimlingen beträchtlich überholt wurden. Die Epikotyle der Pflanzen in der Normalstellung stellten ihr Wachstum durchgehend einen bis zwei Tage eher ein. Die Zone des stärksten Wachstums rückte bei ihnen infolgedessen eher über die Befestigungsstelle der Zugschlinge hinauf, sodaß der freie Gipfelteil ein bis zwei Tage eher in die Periode des Maximalwachstums eintrat. Die Periode des stärksten Streckungswachstums begann demnach im aufgerichteten Gipfelteil der inversgestellten Pflanzen einen bis zwei Tage später als bei den Pflanzen in der Normalstellung, die Beschleunigung im Wachstum dieses Stückes ist daher in der Tabelle nur da deutlich ersichtlich, wo sie groß genug war, um den zweitägigen Wachstumsvorsprung der Sproßspitze der normalwachsenden Pflanzen zu überholen.

Die hier geschilderten Wachstumserscheinungen im Epikotyl der inversgezogenen Keimlinge können wir uns vielleicht folgendermaßen erklären.

Die wachstumshemmende Wirkung der Schwerkraft, die sich bei der Umkehrung parallelotroper Organe zur Vertikalinversstellung geltend macht, kommt bei der Aufkrümmung der Sproßspitze zur Normalstellung für den Gipfelteil der Pflanze in Wegfall. Wenn man mit Sachs eine Teilung des wachstumstätigen Sproßstückes in Zonen vornimmt, so befinden sich nach der Aufkrümmung der Sproßspitze etwa die ersten drei Zonen in normaler Lage gegenüber der Schwerkraft, für die übrigen sechs Zonen dagegen kommt die durch die Inverslage bedingte hemmende Wirkung der Schwerkraft zur Geltung. Das Wachstumsverhältnis der zwölf Zonen entspricht aber einer ziemlich rasch ansteigenden und allmählich fallenden Kurve. Wenn die Hemmungswirkung für das inverse Stück des Sprosses exakt bestehen bliebe, in dem aufgerichteten Stück dagegen die Beschleunigung einträte, so müßte

die Kurve des Zonenwachstums etwa zwischen der dritten und vierten Zone plötzlich stark fallen. Eine so schroffe Veränderung der Wachstumsverteilung ist kaum zu erwarten; tatsächlich geht auch die Wachstumsbeschleunigung auf das wachsende Sproßstück in seiner ganzen Ausdehnung über, sodaß offenbar eine korrelatorische Beeinflussung der ganzen Wachstumsbewegung von der Sproßspitze aus erfolgt.

Es war nun wahrscheinlich, daß sich diese korrelative Wirkung noch stärker geltend machen würde, wenn man die Sproßspitze einer inversgestellten Pflanze von Anfang an der hemmenden Wirkung der Schwerkraft bei inverser Aufstellung entzog.

In der Tat wurde dies durch einen Versuch bestätigt, bei dem sich die Sproßspitze der inversgestellten Pflanzen während der ganzen Versuchsdauer in negativ geotropisch aufgerichteter Lage befand. Wie die folgende Tabelle lehrt, kam es bei dieser Versuchsanordnung überhaupt nicht zu einer Hemmung der inversgestellten Sprosse, diese zeigten vielmehr alle eine Wachstumsbeschleunigung im Vergleich mit den Kontrollpflanzen.

Tabelle XV.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	32	32	72	72	66	66	65	65	85	85	86	86
2.	39	43	100	98	83	88	87	85	111	117	100	111
3.	42	64	128	134	104	115	118	122	141	147	112	131
4.	50	88	150	167	123	138	142	152	165	163	116	150
5.	—		160	185	125	165	162	182	178	190	120	150

Dasselbe Resultat ergaben Versuche mit *Ricinus*-Keimlingen, deren Hypokotyl in der Jugend meist starke, sich nur langsam ausgleichende Krümmungen aufweist; man kann bei dieser Pflanze leicht eine Aufkrümmung des Gipfelteils dicht unter den Kotyledonen erzielen. Übrigens konnte auch Wiedersheim[1]) bei dem gleichen Versuche mit *Ricinus*-Keimpflanzen keinen wesentlichen Unterschied in der Länge normal und invers wachsender Hypokotyle beobachten.

Es handelt sich bei den vorliegenden Resultaten um das Auftreten regulatorischer Wechselwirkungen, die immer da ausgelöst werden, wo die Kontinuität einer Wachstumsbewegung

1) Wiedersheim, Jahrb. f. wiss. Botan. 1902, Bd. XXXVIII, p. 27.

durch irgend welche Einflüsse (partielle Hemmung usw.) gestört wird. In unserm Falle findet eine Störung der normalen Wachstumsverteilung statt. Durch die Wachstumsbeschleunigung der Sproßspitze wird in den korrelativ abhängigen, zurückliegenden Partien des Sprosses eine regulatorische Wachstumsbeschleunigung ausgelöst, die auf einen Ausgleich der gestörten Wachstumsverteilung und damit auf die „Wiederherstellung der gestörten Harmonie“[1]) hinwirkt. Da bei den vorliegenden Versuchen die dem aufgerichteten Sproßteil erteilte Wachstumsbeschleunigung einen größeren Effekt zur Folge hat, als die Hemmung des inverswachsenden Stückes[2]), so hindert uns nichts, in der dem Gipfelteil erteilten Beschleunigung den stärkeren, und infolgedessen dominierenden Reiz zu erblicken.

Umgekehrt kann man, nach Untersuchungen von Franz Hering[3]), eine korrelatorische Hemmung eines freigebliebenen Sproßstückes dadurch erzielen, daß man einem Teile der wachstumstätigen Zone durch Eingipsen das Streckungswachstum unmöglich macht. Es ist also in dem einen, wie in dem andern Falle für den Ausfall des Reizerfolges das Dominieren des stärkeren Reizes ausschlaggebend. Vielleicht kommt im vorliegenden Falle außerdem ein direktiver Einfluß der Sproßspitze in der korrelativen Verkettung des Organismus hinzu, eine Annahme, die bei der Wichtigkeit des Vegetationspunktes im Bau des pflanzlichen Organismus a priori nicht unwahrscheinlich ist. Für eine solche dominierende Stellung der Sproßspitze sprechen anscheinend auch die von Raciborski[4]) beobachteten Wachstumsverhältnisse tropischer Lianen. Bei diesen versucht die Vegetationsspitze hängender Langtriebe sich zunächst emporzurichten und, eventuell am eignen Stamme, emporzuwachsen. Gelingt dies nicht, so stellt die Vegetationsspitze ihre Aufkrümmungsversuche ein und stirbt ab; der seiner Vegetationsspitze beraubte Langtrieb stellt sein Wachstum ein und bildet beblätterte Kurztriebe. Bei andern Lianen tritt, sobald die Spitze der Langtriebe sich infolge der eignen Schwere nicht mehr emporrichten kann, eine direkte Metamorphose des Langtriebes in einen Kurztrieb ein. Solange sich also die Sproßspitze des im übrigen hängenden Langtriebes noch aufzurichten

1) Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 198.

2) Vgl. Tabelle XIII.

3) Fr. Hering, Jahrb. f. wiss. Botan., 1896, Bd. 29, p. 142.

4) Raciborski, Flora 1900, p. 35.

versucht und sich dabei jedenfalls der Vertikalstellung nähert, wächst der Sproß als Langtrieb, sinkt aber der Sproß in die Inversstellung herunter, so stellt der Langtrieb infolge der Schwerkraftwirkung sein Wachstum ein.

Auf das Vorhandensein eines direktiven Einflusses der Sproßspitze bei der Ausführung geotropischer Bewegungen geht die Forderung zurück, die Němec[1]) für die Lage des perzeptorischen Organs in der Sproßspitze macht; er irrt sich aber in der Annahme einer nur lokalen Perzeption und übersieht die Möglichkeit eines vorherrschenden regulatorischen Einflusses der Sproßspitze. Miehe[2]) hält einen direktiven Einfluß des Spitzenvegetationspunktes auf Grund seiner Eigenschaft „als wichtigste, am meisten korrelativ verknüpfte Stelle eines Pflanzensprosses“ für plausibel.

Für einen regulativen Einfluß der Sproßspitze im korrelativ verketteten Organismus sprechen auch eine Reihe anderer Erscheinungen, welche eintreten, wenn man durch Verletzen oder Dekapitieren der Sproßspitze eine Störung oder Aufhebung der korrelativen Beziehungen bewirkt. Durch Eingriffe dieser Art kann man bei einer Reihe tropistischer Krümmungsbewegungen, abgesehen von der transitorischen Aufhebung der Reizbarkeit infolge des traumatischen Reizes, eine Verminderung oder vollständiges Schwinden der Reaktionsfähigkeit erreichen[3]). Solche Erfolge sind auch im Gebiete der geotropischen Bewegungen erzielt worden, die ja mit der Wachstumshemmung parallelotroper Organe in der inversen Gleichgewichtslage die Schwerkraft als gemeinsame Ursache haben. So wurde von Sachs[4]), allerdings nicht unter dem hier maßgebenden Gesichtspunkte, beobachtet, daß sich dekapitierte Sprosse verschiedener Pflanzen bei der negativ geotropischen Aufrichtung über die Vertikalstellung hinaus krümmten, ohne in die Ruhelage zurückzukehren; zB. betrug die Überkrümmung bei *Cimicifuga* 10° und bei *Ailanthus* 30°. In ähnlicher Weise beobachtete Miehe[5]) bei der Aufkrümmung horizontal gelegter, dekapitierter Keimlinge von *Ricinus communis* eine Überkrümmung des Hypokotyls über die Vertikale um 25°. Diese Erscheinungen

1) B. Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1901, p. 173, 174.

2) Miehe, Jahrb. f. wiss. Botan., 1902, Bd. XXXVII, p. 589.

3) Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 612 und die daselbst zit. Lit.

4) J. Sachs, Arbeiten d. Botan. Inst. in Würzburg, Bd. I, 1894, p. 193.

5) H. Miehe, a. a. O., p. 587.

sprechen ebenso für einen direktiven Einfluß der Sproßspitze auf die korrelativen Wechselwirkungen in der Pflanze, wie ein ähnlicher Versuch, den ich anstellte. Derselbe zeigte, daß dekapitierte Keimlinge parallelotroper Pflanzen in der Inversstellung keinerlei Einfluß der Schwerkraft auf das Wachstum mehr erkennen lassen, der sich bei intakten Pflanzen in Gestalt einer Wachstumshemmung als Reaktion auf die Reizstimmung in der inversen Gleichgewichtslage geltend macht.

Sämtliche Pflanzen dieser Reihe (normal- wie inversgestellte) wurden am dritten Tage dekapitiert.

Tabelle XVI.

Cucurbita pepo.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	22	22	25	22	30	25	38	38	40	40	32	32
2.	33	23	38	35	40	26	48	39	50	46	41	34
3.	58	47	60	52	65	50	83	80	79	72	75	60
	Zuwachs nach dem Dekapitieren.											
4.	100	96	87	90	94	95	118	127	118	107	90	125
5.	141	178	118	147	137	149	173	191	166	156	132	187
6.	221	265	173	228	206	267	221	306	232	275	215	326
7.	223	338	177	229	213	268	221	311	236	282	215	333

Wie die Tabelle zeigt, unterblieb nach dem Dekapitieren bei den Pflanzen in der Inversstellung, die während der drei ersten Tage wieder die übliche Hemmung erkennen ließen, jede Reaktion des Wachstums auf die anormale Stellung, sie wuchsen sogar bedeutend schneller als die Kontrollpflanzen.

3. Untersuchungen an Trauerbäumen.

Ein weitgehender Einfluß der Schwerkraft, der zu Wachstumshemmungen, wie auch zur Auslösung korrelatorischer Regulationen führt, macht sich bei den Trauerbäumen geltend. Vöchting hat die Wachstumsverhältnisse der Trauerbäume in seiner Organbildung einer eingehenden Erörterung gewürdigt. Im Anschluß an diese Untersuchungen wurde eine Reihe von Beobachtungen ausgeführt, die zur Vervollständigung der vorliegenden Studien über das Wachstum inversgestellter Organe dienen sollten.

Nach Vöchting[1]) übt in erster Linie die Schwerkraft als äußerer Faktor einen bestimmenden Einfluß auf den Habitus der Trauerbäume aus. Unter ihrem Einwirken wird an den in einem Bogen abwärts hängenden Zweigen die Entwicklung der Knospenanlagen an dem am höchsten liegenden, gekrümmten Teile des Zweiges gefördert, die der Apikalknospen gehemmt. Durch weitere komplizierte Reizwirkungen[2]) wird noch spezieller eine Förderung der Knospen an der Konvexseite des gekrümmten Stückes bedingt. Die jungen Triebe sind bei vielen Trauerbäumen anfangs negativ geotropisch und krümmen sich auf, bei andern zeigen sie keinerlei geotropische Reaktion und wachsen in der durch ihre Stellung am Mutterzweig bedingten Richtung aus. In beiden Fällen nähern sich die jungen Triebe auf der Oberseite der im Bogen abwärts hängenden Zweige am meisten der Vertikalstellung, die Apikaltriebe der Inverslage. Letztere unterliegen also von Anfang an der hemmenden Wirkung der Schwerkraft, während die Triebe auf der Oberseite der Krümmung zunächst ungehemmt aufwärts wachsen. Schließlich sinken auch sie infolge der Blätterlast bis zur Inverslage herunter. Von da an macht sich auch bei ihnen eine hemmende Wirkung der Schwerkraft auf das Längenwachstum geltend. Immerhin bleiben sie länger wachstumstätig als die Apikaltriebe, bei denen die hemmende Wirkung der Schwerkraft sogar ein Absterben der Vegetationsspitze zur Folge haben kann. Wir haben es also bei diesen Wachstumsverhältnissen mit korrelativen Reaktionen zu tun, die in erster Linie durch den Einfluß der Schwerkraft ausgelöst werden. Der Ursprungsort der stärksten Langtriebe, der bei normal aufrecht wachsenden Zweigen immer in der Nähe der Spitze zu suchen ist, wird bei den gekrümmt abwärts wachsenden Zweigen der Trauerbäume auf die Konvexseite des Basalstückes verlegt. Die wachstumshemmende Wirkung der Schwerkraft macht sich an den Apikaltrieben am deutlichsten bemerkbar. Ich nahm daher an aufwärts und abwärts wachsenden Apikaltrieben einiger Trauerbäume vergleichende Messungen vor, um die durch die Schwerkraft bewirkte Hemmung im Längenwachstum festzustellen.

Es zeigen nun aber durchaus nicht alle Trauerbäume eine gleiche Empfänglichkeit für den Schwerkraftreiz, oder es überwiegen

---

1) Vöchting, Botan. Zeitung 1880, p. 599. Organbildung, 1884, II, p. 79.

2) Vöchting, Organbildung, 1878, I, p. 194; 1884, II, p. 45. Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 154. Diese Reaktionen lassen sich nicht lediglich aus der größeren Zugspannung der Konvexseite erklären, vgl. Pfeffer, a. a. O.

innere Bedingungen beim Zustandekommen der Wachstumsregulationen; die verschiedenen Varietäten zeigen dementsprechend auch verschiedenes Verhalten. Vöchting hat die Trauerbäume unter diesem Gesichtspunkte in Gruppen eingeteilt, und ich muß die diesbezüglichen Angaben Vöchtings vorausschicken, um die Ergebnisse meiner Beobachtungen erklärlich zu machen.

Vöchting[1]) unterscheidet vier Typen von Trauerbäumen, deren Charakteristika folgende sind:

Der erste Typus bildet die ausgesprochenste Form von Hängebäumen, diejenige, welche, von den frühesten Jugendzuständen abgesehen, niemals aufrechte Zweige erzeugt. Die jungen Triebe sind zuerst negativ geotropisch, nehmen daher anfangs eine horizontale bis aufrechte Stellung ein. Sie senken sich mit fortschreitender Entfaltung der Blätter, bis die Apikalteile senkrecht abwärts gerichtet sind. Die abwärts gerichteten Zweige sterben gewöhnlich vom zweiten Jahre an von der Spitze aus ab. Vertreter dieses Typus sind *Sophora japonica* var. *pendula* und *Caragana arborescens* var. *pendula*.

Zweiter Typus. Es findet eine allmähliche Erhebung des Baumes durch vereinzelt auftretende, aufrechte Zweige statt, die große Mehrzahl wächst jedoch nach abwärts. Vertreter dieses Typus ist *Fraxinus excelsior* var. *pendula*.

Dritter Typus. Die jungen Triebe hängen schlaff abwärts und wachsen in dieser Richtung, sie zeigen keine Spur von negativem Geotropismus. Die älteren Teile der stärkeren Äste richten sich jedoch allmählich negativ geotropisch empor und vermitteln die Erhebung des Baumes. Vertreter: *Fagus silvatica* var. *pendula*.

Vierter Typus. Vertreter: *Salix babylonica*. Dieser Typus vereinigt die Eigenschaften der beiden vorigen. Es treten aufstrebende und daneben hängende Äste auf, welche sich in ihren älteren Teilen aufrichten. Von den an einem hängenden Zweige entstehenden Tochtersprossen sind gewöhnlich die apikalen die längsten.

Die Entwicklung und Ausbildung der Triebe am Zweige wird nach Vöchting in erster Linie von zwei Bedingungen beherrscht, von den inneren Ursachen und der Schwerkraft. Die verschiedenen Typen sind Kombinationen der beiden Ursachen. Bei dem ersten Typus, *Caragana* und *Sophora*, bedingt hauptsächlich die Schwer-

1) Vöchting, Organbildung 1884, II. Teil, p. 79 ff.

kraft den Ort der stärksten Langtriebe, sie hemmt das Wachstum an den Spitzen der Zweige. Ähnlich sind die Verhältnisse bei der Hängeesche, jedoch erweist sich hier die Apikalwirkung[1]) von ungleich größerer Bedeutung. Trotz des hemmenden Einflusses der Schwerkraft entwickeln sich viele Generationen hindurch an den Spitzen der Zweige Triebe, die freilich allmählich kürzer werden; an den Produkten der Krümmungen und den Oberseiten abwärts geneigter Zweige offenbart sich dagegen die Wirkung des äußeren Agens, der Schwerkraft, überall.

Bei Typus 3 und 4 endlich scheint die Knospenentwicklung und das Wachstum der jungen Triebe ausschließlich durch die inneren Ursachen bedingt zu werden; von einem Einfluß der Schwerkraft auf die schlaff herabhängenden Zweige ist durchaus nichts zu bemerken. Hier wirkt das äußere Agens nur insofern, als die Zweige unter ihrer eigenen Last in die verkehrte Lage gelangen, aus welcher sie sich erst später geotropisch erheben.

Vöchting kommt zu dem Schluß[2]), daß unter dem Einfluß der beiden Faktoren, innere Ursache und Schwerkraft, die Existenzbedingungen für die Trauerbäume umso ungünstiger sind, je entscheidender der Charakter des Hängebaumes ausgesprochen ist, umso günstiger, je mehr sich die Trauerbäume in ihrem Wachstum den aufrechten Varietäten nähern.

Wie schon angedeutet, stellte ich auf der Basis dieser von Vöchting mitgeteilten Wachstumsverhältnisse Versuche an einigen Exemplaren von Trauerbäumen an. Es wurden im Frühjahr an den Bäumen Paare möglichst gleicher Apikaltriebe ausgesucht, und von jedem Paare ein Zweig in früher beschriebener Weise in die aufrechte Vertikalstellung gebracht. Durch die mechanische Biegung der Zweige entstand die Gefahr einer mangelhaften Entwicklung der zu messenden Apikaltriebe, wie sie bei künstlich gekrümmten Zweigen eintritt[3]). Die hängenden Vergleichszweige in ähnlicher Weise zu biegen, ließ sich aber nicht durchführen, da diese möglichst ihre vertikal abwärts gerichtete Lage beibehalten sollten.

Meine Beobachtungen erstreckten sich auf drei Exemplare von Trauerbäumen, die drei verschiedene Typen der Vöchtingschen Einteilung vertraten, und zwar Typus 1, 2 und 4. Entsprechend

1) Vöchting, Botan. Zeitung 1880, p. 598, 605; Organbildung II, p. 95, 188. Über inhärente Polarität vgl. ferner Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 187 ff.

2) Vöchting, a. a. O., p. 93.

3) Vöchting, a. a. O., p. 45.

ihrer Zugehörigkeit zu den verschiedenen Typen fiel auch das Verhalten der Bäume bei der Versuchsanstellung verschieden aus. Ich lasse die Ergebnisse folgen.

Als Vertreter des ersten Typus stand mir ein Exemplar von *Caragana arborescens* var. *pendula* zur Verfügung.

Es wurden acht Paar junger Langtriebe für den Versuch benutzt, die ein Stück über der absterbenden Spitze des Mutterzweiges entsprangen. Sie entwickeln sich im Laufe der Versuchsdauer sehr kräftig. Leider gingen zwei Paare infolge Abbrechens für die Beobachtung verloren. Nachstehend folgen die Zuwachsmessungen während der Zeit von 75 Tagen. Sie begannen am 7. Mai und wurden am 22. Juli eingestellt.

Tabelle XVII.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.	
	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.
1.	54	50	65	65	55	60	85	83	75	68	80	80
5.	83	70	95	95	85	80	115	100	110	82	110	110
10.	115	110	130	130	120	115	155	145	165	115	155	150
15.	130	123	158	155	145	140	180	165	180	135	174	170
20.	170	178	200	200	195	190	235	215	225	175	223	225
35.	425	315	400	420	350	430	450	450	430	395	480	450
45.	525	415	540	470	510	565	580	465	570	440	630	590
75.	590	530	595	470	695	585	630	495	590	440	680	590
Hemmung	10 %		21 %		17 %		21 %		25 %		13 %	

Die jungen Triebe entsprangen alle in der Nähe der Sproßspitze des Mutterzweiges, waren also durch ihre Lage gezwungen, von Anfang an schräg abwärts zu wachsen. Sie äußerten aber ihren negativen Geotropismus in einer Aufkrümmung der Sproßspitze. Anfang Juni (also nach 30 Tagen) begannen die jungen Triebe sich infolge der Blätterlast in die Vertikallage herunter zu senken, aber auch jetzt noch zeigten die Spitzen der jungen Triebe eine negativ geotropische Aufkrümmung. Bisher hatten die hängenden und die aufgebogenen Zweige keine bemerkenswerte Differenz im Längenwachstum gezeigt. Im Verlauf von weiteren 14 Tagen war dann die Abwärtskrümmung der jungen Zweige durchgängig vollendet, und die negativ geotropische Aufkrümmung der Sproßspitze glich sich ebenfalls allmählich aus, so daß nach etwa 45 Tagen alle hängenden Zweige sich in vollständig vertikal inverser Lage befanden. Von jetzt ab machte sich auch eine

Hemmung im Längenwachstum der hängenden Zweige bemerkbar. Dieselbe betrug bis zum 22. Juli (innerhalb 30 Tagen) durchschnittlich 18% der Gesamtlänge der jungen Triebe. Einige hängenden Zweige des Baumes hatten in dieser Zeit den Boden erreicht und wuchsen noch lange auf ihm hin. Die meisten Zweige aber, die ihre Vertikallage nicht mehr durch Aufstoßen auf den Boden verließen, darunter die von mir gemessenen, zeigten keinen nennenswerten Zuwachs mehr, sondern hatten ihr Wachstum zur Zeit der letzten Messung nahezu abgeschlossen. Die hier beobachteten Verhältnisse bestätigen das Eintreten von Wachstumskorrelationen, wenn durch aktive oder passive Krümmungen der Sproßspitze ein negativ geotropischer Sproß die inverse Gleichgewichtslage verläßt (vergl. den vorhergehenden Abschnitt). Die hier beobachtete Wachstumshemmung ist bei der Länge der Versuchsdauer nicht sehr hoch; ob nicht außerdem die mechanische Biegung der aufwärts wachsenden Zweige das Wachstum derselben zuungunsten der Beobachtung benachteiligte, läßt sich schwer entscheiden, ist aber wahrscheinlich. Durch die kontinuierliche Einwirkung der Schwerkraft auf die hängenden Zweige der Trauerbäume summieren sich aber die durch dieselben bedingten Unterschiede in der Ernährung und Beschaffenheit der Zweige, so daß die aufeinander folgenden Sproßgenerationen sehr rasch an Länge abnehmen. Übrigens beobachtete auch Vöchting bei *Caragana* nicht so weitgehende, durch die Schwerkraft bedingte Störungen im Wachstum, wie bei *Sophora*, wo die Spitzenhemmung, ähnlich wie bei den von Raciborski beschriebenen Lianen, das Absterben der Sproßspitze des jungen Triebes zur Folge hat.

Weitere Beobachtungen erstreckten sich auf ein Exemplar von *Fraxinus excelsior* var. *pendula* (Typus 2).

Hier war von vornherein das Zustandekommen einer deutlichen Wachstumshemmung hängender Zweige im Vergleich mit aufgerichteten während der Dauer einer einjährigen Wachstumsperiode zweifelhaft auf Grund der Angaben von Hofmeister, Frank und Vöchting.

Schon Hofmeister[1]) gibt an, daß die Stengelglieder von *Fraxinus excelsior* var. *pendula* viel länger und etwas schlanker sind, als die der Stammform mit aufrechten Ästen.

---

1) Hofmeister, Über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzenteilen. Berichte d. math.-phys. Klasse d. kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1860, p. 205. Desgl. Lehre v. d. Pflanzenzelle, Leipzig 1867, p. 286.

Frank[1]) bestätigt diese Angaben mit dem Zusatz, daß die Sprosse der Hängeesche ihre Anlagerichtung beibehalten, also weder ein Einfluß der Schwerkraft, noch des Lichtes auf das Wachstum in Frage komme.

Auch Vöchting[2]) bestätigt, daß die hängenden Zweige der Esche auffallend länger und schlanker sind, als die entsprechenden Glieder der aufrechten Form; dies gilt jedoch nur für die ersten Generationen von Zweigen bei den einzelnen Individuen. Später werden die Apikaltriebe der hängenden Zweige immer kürzer. Wie schon früher gesagt wurde, überwiegt bei *Fraxinus* die Wirkung der inneren Ursachen über die der Schwerkraft, sodaß das Spitzenwachstum jahrelang anhalten kann. Trotzdem aber besitzen die Zweige der Hängeesche, wie Vöchting Frank gegenüber betont, und ebenso die der meisten andern Trauerbäume, negativen Geotropismus. Die Ursache des Hängens der Zweige sieht Vöchting mit Hofmeister in der Last der Blätter, welche die jungen, nicht sehr starken Triebe passiv abwärts krümmt. Ob die Blätterlast die einzige Ursache des Hängens ist, läßt Vöchting unentschieden, da er unter seinen Versuchsobjekten ein Exemplar beobachtete, dessen Zweige allem Anscheine nach positiv geotropisch reagierten.

Nach den Beobachtungen dieser Forscher war die Aussicht auf einen deutlichen Längenunterschied im Jahreszuwachs hängender und aufgerichteter Zweige ziemlich gering. Dazu kam, daß die Zweige, die sich wegen ihrer Länge und Schlankheit am besten zum Aufbiegen eigneten, meist nur noch sehr kurze Apikaltriebe bildeten, die sehr früh ihr Wachstum einstellten und oft nicht über 20 cm lang wurden. Es ergab sich bei acht Vergleichspaaren eine Hemmung der hängenden Zweige von kaum 10%. Ich begann die Messungen sehr zeitig, als eben erst die Knospen auszutreiben begannen, hatte daher unter den Versuchspaaren eine Anzahl Zweige, die nur sehr kurze Apikaltriebe bildeten. Es wurde daher auf diese Beobachtungen auch kein Wert gelegt. Günstiger für derartige Untersuchungen ist es, die Entwicklung der jungen Triebe im Frühjahr erst einige Zeit zu verfolgen, und sich dann die kräftigsten Sprosse mit lebhaftem Längenwachstum zur Beobachtung auszusuchen.

An demselben Baume stellte ich, jedoch in anderer Weise, einige Versuche an, welche den hemmenden Einfluß der Schwerkraft auf invers wachsende Zweige außerordentlich deutlich zeigten.

1) A. B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868, p. 64.

2) Vöchting, a. a. O., p. 91.

An den langen, hängenden Zweigen der Traueresche findet man neben Knospenanlagen auf der Oberseite und Unterseite der Zweige auch Knospenpaare, die an den beiden Flanken des Zweiges, also je zwei Knospen einander gegenüber, stehen. Während nun aber die Knospe auf der Oberseite eines Zweiges eine Förderung, die auf der Unterseite eine Hemmung durch die Schwerkraft erfährt[1]), sind die seitlich stehenden Knospen ganz gleich zur Schwerkraftsrichtung orientiert und unterstehen demgemäß einer ganz gleichen Beeinflussung. Sie entwickeln sich nach dem Austreiben zu Seitenzweigen, die in Stärke und Länge keinen wesentlichen Unterschied erkennen lassen. Mit fortschreitendem Wachstum senken sie sich ebenfalls und kommen, wie der Mutterzweig, in abwärts gerichtete Lage.

Lange Zweige, an denen solche Knospenpaare angelegt waren, bog ich in der Weise nach einer Seite ab, daß der Zweig, abgesehen von der Biegungsstelle, in horizontale Lage kam, und dabei die bisherigen Flanken des Zweiges zur Ober- und Unterseite wurden. Dadurch kamen also auch die Seitenknospen auf die Oberseite, resp. Unterseite des Zweiges zu liegen. Sie waren infolgedessen genötigt, nach entgegengesetzter Richtung auszuwachsen, und zwar mußte die auf der Oberseite liegende Knospe vertikal aufwärts, die andere vertikal abwärts auswachsen. Daß die jungen Triebe, als sie länger wurden, in der entsprechenden Stellung fixiert wurden, ist selbstverständlich.

Nachstehende Tabelle veranschaulicht das Wachstum von acht Zweigpaaren, die ursprünglich an den Seiten hängender Zweige inseriert waren und durch Horizontallegen des Mutterzweiges gezwungen wurden, vertikal aufwärts und invers zu wachsen.

Tabelle XVIII.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	30	30	20	20	28	30	18	18	25	25	50	50	26	25	20	20
5.	75	72	58	43	70	65	55	45	68	50	115	120	58	50	35	35
10.	120	110	115	65	90	90	80	50	95	75	170	170	85	80	70	38
15.	155	140	155	85	160	125	125	70	128	100	200	170	100	100	48	38
20.	245	235	243	140	295	195	223	107	220	170	330	220	135	130	63	50
35.	585	440	585	185	—		520	175	490	430	330	220	210	180	95	70
45.	810	440	620	190	—		520	190	565	500	—		470	380	105	80
75.	825	440	620	190	—		—		565	500	—		—		—	

1) Vöchting, Organbildung, 1878, I, p. 164; 1884, II, p. 40, 95.

Als Ergebnis zeigte sich beim Abschluß der Messungen, daß alle abwärts wachsenden Triebe bedeutend kürzer geblieben waren. Die durchschnittliche Hemmung der invers wachsenden Zweige betrug 37%. Da sich die jungen Seitentriebe bis zum Beginn der Versuchsanstellung vollständig gleichmäßig entwickelt hatten, auch nicht, wie bei den andern Versuchen an Trauerbäumen eventuelle Reizwirkungen durch mechanisches Biegen in Frage kamen, kann die Hemmung der abwärtswachsenden Zweige im Vergleich mit den aufwärts wachsenden nur durch die Schwerkraft bewirkt worden sein.

Endlich stellte ich noch Versuche in derselben Weise, wie bei *Caragana*, an einem dritten Baume an, einem Exemplar von

Pirus amygdaliformis var. *pendula.*

Diese Form gehört dem vierten Typus der Vöchtingschen Einteilung an. Die jungen Zweige wachsen in der Richtung, wie sie durch ihre Stellung am Mutterzweige bedingt wird. Es finden sich daher auf den Krümmungen der älteren Zweige, namentlich an den höchsten Ästen des Baumes, zahlreiche junge Sprosse, die mehr oder weniger senkrecht emporwachsen, bis sie schließlich durch die eigene Last abwärts gezogen werden. Die Apikaltriebe und die auf sie folgenden Triebe am abwärts hängenden Teile der Mutterzweige hängen dagegen meist schlaff nach unten oder entfernen sich nur wenig von der inversen Vertikallage. Sie lassen keinen bemerkenswerten Längenunterschied gegenüber den aufwärts wachsenden Trieben erkennen.

Von dreißig hängenden Zweigen wurden fünfzehn in vertikal aufwärts gerichteter Stellung befestigt, und die jungen Apikaltriebe mit einer gleichen Anzahl abwärts gerichteter, gleichlanger Apikaltriebe vergleichend gemessen.

Tabelle XIX.

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.	
	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.
1.	80	80	100	100	70	70	65	70	50	50	80	80	65	70
5.	115	97	138	130	77	75	95	95	73	70	110	105	95	100
10.	150	125	170	155	120	120	110	110	100	95	150	125	135	130
15.	155	130	185	180	130	130	120	120	115	100	155	145	135	137
20.	190	170	220	220	155	175	153	145	134	130	193	176	155	190
35.	290	285	335	385	240	290	230	160	225	228	300	320	260	300
45.	335	345	385	455	265	320	—		265	275	335	390	278	320
75.	415	450	—		275	385	—		310	275	345	470	285	320

(Fortsetzung der Tabelle.)

Tag	VIII.		IX.		X.		XI.		XII.		XIII.		XIV.		XV.	
	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.	aufw.	abw.
1.	35	40	75	70	75	70	105	105	60	60	75	75	60	60	85	85
5.	55	63	103	85	105	100	135	125	90	85	108	100	90	70	118	115
10.	105	90	135	100	145	135	180	155	130	100	160	130	115	100	155	142
15.	110	90	155	110	160	155	185	165	135	115	155	140	122	115	160	175
20.	120	125	180	140	190	180	225	210	165	145	195	175	155	150	210	210
35.	210	250	260	250	255	295	365	312	245	230	330	293	265	265	320	355
45	–		275	305	255	235	400	325	250	255	375	355	310	330	375	420
75.	-		280	350	260	350	—		265	350	—		320	380	425	500

Aus der Tabelle sehen wir, daß die Apikaltriebe der abwärts hängenden Zweige keine Hemmung im Vergleich mit den aufwärts wachsenden erkennen ließen, sondern sogar bei elf Vergleichspaaren länger wurden als diese. Die Indifferenz, welche die jungen Triebe gegenüber der Schwerkraft zeigen, lassen es erklärlich erscheinen, daß hängende und aufrechte Triebe keinen wesentlichen Unterschied im Längenwachstum zeigen. Wenn die hängenden Zweige sogar länger wurden, so ist, wie schon früher erwähnt wurde, zu berücksichtigen, daß durch das mechanische Aufbiegen der Zweige in die aufrechte Vertikallage eine Benachteiligung der Apikaltriebe eintritt. Bei typischen Trauerformen, wie *Caragana* war die hieraus resultierende Beeinflussung ihres Wachstums nur nicht groß genug, um den Längenunterschied zwischen aufrechten und abwärts wachsenden Zweigen auszugleichen.

Übrigens ist es nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um einen ähnlichen Fall handelte, wie er auch von Vöchting beobachtet wurde. Wie Vöchting mitteilt, befand sich unter seinen Trauerbäumen ein Exemplar, dessen Zweige allem Anscheine nach positiv geotropisch waren. Folgende Beobachtung an dem letztgenannten Trauerbaume berechtigen vielleicht zu der gleichen Annahme. Bei einigen, zur Vertikalstellung aufgebogenen Zweigen hatte sich das oberste Befestigungsband des Apikaltriebes gelöst, so daß der Spitzenteil in einer Länge von etwa 10 cm frei war. Da dies nicht sofort bemerkt wurde, hatten sich diese freien Spitzenteile etwa bis zur Horizontallage gesenkt. Ob bei der Kürze dieser Sproßstücke die Blätterlast allein dieses Herabsinken verursachte, konnte ich nicht sicher entscheiden, bei der Kräftigkeit der jungen Triebe erschien dies jedoch nicht sehr wahrscheinlich. Wenn es sich hier

tatsächlich um eine Äußerung von positivem Geotropismus handelte, so hätten sich die aufgebogenen Zweige in der Inversstellung befunden, und ihr Kürzerbleiben wäre dann selbstverständlich.

4. Versuche mit positiv geotropischen Organen.

Es mögen zum Schluß noch die Ergebnisse einiger Untersuchungen mitgeteilt werden, die ich an Wurzeln junger Keimpflanzen von *Zea Mays*, *Lupinus albus* und *Vicia faba* anstellte.

Die Wachstumsverhältnisse positiv geotropischer Organe in der inversen Gleichgewichtslage zu untersuchen, ist ungleich schwieriger, als bei negativ geotropischen Organen, da man bisher keine völlig einwandfreie Methode kennt, um die Wurzeln in der inversen Stellung zu fixieren.

Elfving[1]) stellte Versuche mit Keimwurzeln von *Sinapis alba* an, bei denen er von dem schwachen negativen Heliotropismus der Wurzel[2]) ausging. Er suchte durch geeignete Beleuchtung die Wurzel in vertikal inverser Stellung zu erhalten, kam aber zu keinem brauchbaren Resultat.

In neuester Zeit hat H. Ricôme[3]) Untersuchungen an Wurzeln von *Vicia faba* veröffentlicht, die ebenfalls die Frage des Wachstums in der inversen Lage zum Gegenstande haben. Seine Versuchsmethode, die ganz kurz beschrieben werden soll, deckt sich mit dem Prinzip des Klinostaten. Ricôme brachte Wurzeln von *Vicia*-Keimen in normaler und inverser Stellung in Kulturgefäße mit verschiedenen Medien (Erde, Sand, Gelatine). Das Kulturgefäß mit den zu untersuchenden Wurzeln wurde an ein an der Zimmerdecke befestigtes Pendel angehangen und letzteres in kreisende Schwingungen versetzt. Durch die Schwingungen des Pendels und die Torsion des Pendelfadens kam das Gefäß mit den Wurzeln derart in Rotation, daß die Wurzeln sich zwar in geneigter Lage zur Lotrichtung befanden, aber dauernd um ihre Längsachse rotierten, so daß in derselben Weise, wie beim Klinostaten, eine einseitige Reizung und eine dementsprechende geotropische Krümmung verhindert sein mußte. Bei dieser Versuchsanstellung

1) Elfving, Beitrag z. Kenntnis d. physiol. Einw. d. Schw. usw., p. 17.

2) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 79. F. G. Kohl, Mechanik d. Reizkrümmungen, 1894, p. 26. Vgl. ferner Pfeffer, a. a. O., II, p. 575.

3) H. Ricôme, Sur des racines dressées de bas en haut obtenues expérimentalement. Comptes Rendus 1903, Bd. 137, p. 204.

behielten etwa drei Viertel der invers gestellten Wurzeln ihre Lage bei, die übrigen krümmten sich um und wuchsen abwärts, wie Ricôme angibt, infolge nicht allseitig gleich starker Streckung der wachsenden Partie. Die gestreckt gebliebenen Wurzeln in der Inversstellung zeigten beim Vergleich mit den normal abwärts wachsenden Wurzeln keinen Unterschied im Längenwachstum. Es schien demnach, als ob die Schwerkraft auf das Wachstum positiv geotropischer Organe in der Inversstellung keinen Einfluß ausübte. Dies widerspricht mithin dem Verhalten negativ geotropischer Organe in der Inversstellung. Der Ausfall der Ricômeschen Untersuchungen ist aber auf folgende Weise zu erklären.

Tatsächlich befanden sich die Wurzeln bei dieser Art der Versuchsanstellung überhaupt nicht in der durch genaue Inversstellung bedingten labilen Gleichgewichtslage[1]), da das kreisförmig schwingende Pendel mit der Lotrichtung einen Winkel bilden mußte. Dieser Winkel näherte sich überdies jedenfalls sehr derjenigen Angriffsrichtung der Schwerkraft, unter welcher die maximale tropistische Erregung eintritt (160°). Es wurde nur in derselben Weise, wie am Klinostaten, durch die gleichmäßige Drehung der Wurzeln um ihre Längsachse jede Flanke gleich lang und gleich stark der auslösenden Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt[2]) und damit unterblieb eine geotropische Krümmung, „da die tropistische Reizung von der einseitigen Wirkung des Agens abhängt“[3]). „Da aber voraussichtlich auch die kürzeste einseitige Schwerkraftswirkung als Reiz empfunden wird, so wird auch bei schnellerer Klinostatendrehung die geotropische Reizung nicht wirklich aufgehoben“[4]). Es lagen also gänzlich andere Bedingungen vor, als bei Wurzeln, die sich in genauer vertikaler Inversstellung befinden. Bei diesen wirkt die Schwerkraft einseitig, und zwar in umgekehrter, aber paralleler Richtung zur Längsachse des parallelotropen Organs, so daß überhaupt kein tropistischer Wachstumsreiz ausgelöst wird. Es können deshalb die Beobachtungen Ricômes nicht als beweisend angesprochen werden.

Am brauchbarsten zu Untersuchungen mit positiv geotropischen Organen erwies sich noch eine Methode, bei der die Wurzeln

---

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., 1895, Bd. XXVII, p. 291.

2) Es lagen also dieselben Bedingungen wie bei einem diffus angreifenden Agens vor.

3) Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 566.

4) Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 569, Anm. 3.

mechanisch in der Inverslage fixiert wurden. Nach einem von Simon[1]) beschriebenen Verfahren wurden die Wurzeln von unten in dünne Glasröhren gesteckt. Um gleiche Bedingungen herzustellen, mußten die Vergleichswurzeln in normaler Stellung in gleicher Weise in Glasröhren eingeführt werden. Die Glasröhren waren an einem Gestell befestigt, das in einem feucht gehaltenen Zylinder im Dunkeln aufgestellt wurde (bei 20° C.). Die Glasröhren waren so eng zu wählen, daß sich die Wurzeln nicht umkrümmen konnten, anderseits aber auch keiner starken Reibung ausgesetzt waren. Die Wurzeln wuchsen unter diesen Bedingungen sehr rasch und blieben im allgemeinen vier Tage vollkommen intakt. Nach dieser Zeit, die für die Versuchsanstellung vollkommen ausreichte, starben sie allmählich ab. Der tägliche Zuwachs wurde an der Außenseite der Glasröhren mit Marken notiert.

Die Versuchsmethode ist insofern nicht ganz einwandsfrei, als man mit einer Wachstumshemmung infolge der Reibung der wachsenden Zone an der Wand der Glasröhre rechnen muß. Diese Reibung kommt namentlich für die invers gestellten Wurzeln in Betracht, falls diese gelegentlich aus der labilen Gleichgewichtslage herauskommen und Krümmungsversuche machen. Die Wurzeln in normaler Vertikalstellung wachsen fast ohne Reibung abwärts. Um für sie die gleichen Bedingungen zu schaffen, wurde den zu ihrer Aufnahme bestimmten Glasröhren eine schwache Neigung erteilt, so daß die Wurzeln bei dem Bestreben, sich genau senkrecht zu stellen, beim Wachstum fortgesetzt eine schwache Reibung erfuhren. Tatsächlich konnte dieser durch die Methode bedingte Fehler nur minimal sein, denn die Wurzeln in normaler Stellung glitten an der glatten, mit Wasserdampf beschlagenen Röhrenwand leicht weiter, so daß ich nie eine Anpressung der Wurzel an die Glaswand beobachten konnte; die Wurzeln in der Inversstellung wuchsen meist gerade gestreckt aufwärts, so daß die Wurzelspitze die Röhrenwand nicht berührte. Außerdem wurde die genaue Vertikallage mehrere Male am Tage kontrolliert. Bei Beachtung dieser Kautelen und im Hinblick auf die Versuchsergebnisse bei negativ geotropischen Organen kann man die Resultate dieser Untersuchungen wohl als brauchbar gelten lassen. Ich gehe nunmehr zu den Versuchen selbst über.

Wegen ihrer gleichmäßigen Dicke in allen Zonen erwiesen sich die Wurzeln von *Zea Mays* zu den Versuchen am geeignetsten.

---

1) S. Simon, Jahrb. f. wiss. Botan., 1904, Bd. XL, p. 126.

Man kann die Glasröhren sehr eng wählen, ohne daß der basale Teil der Wurzel sich an die Röhrenwand anpreßt. Auch die Wurzeln von *Lupinus albus* waren zu den Versuchen brauchbar. Am wenigsten geeignet waren *Vicia faba*-Wurzeln. Da sie sich von der Basis nach der Spitze stark verjüngen, mußte ich ziemlich weite Glasröhren verwenden. Der Erfolg war, daß sich die Wurzelspitze, die viel Spielraum hatte und infolgedessen nutieren konnte, aus der Vertikallage abkrümmte. Wo dies der Fall war (auch bei Maiswurzeln kamen einige solche Fälle vor), kam es nie zu einer Wachstumshemmung, die ich bei den gestreckt gebliebenen Wurzeln durchgängig beobachten konnte. Verläßt die Wurzelspitze ihre Lage parallel zur Lotrichtung, so wird sie sofort einseitig gereizt. Die daraus resultierende tropistische Wachstumsbewegung kann aber zu keiner vollständigen Umkrümmung führen, da die Wurzel zwangsweise in der Röhre gerade weiterwachsen muß. Es kommt infolgedessen ein beschleunigtes Längenwachstum zustande, so daß die Vergleichswurzeln in der Länge erreicht oder überholt werden.

Da bei den Wurzeln ausschließlich die Wurzelspitze das reizperzipierende Organ ist, so unterbleibt bei einer Lagenänderung derselben sofort die in der labilen Gleichgewichtslage eintretende Hemmung des Längenwachstums. Dieses Verhalten ist um so verständlicher, als bei einem Sproß schon die Umkrümmung eines Teils der reizperzipierenden Zone genügt, um eine Wachstumsbeschleunigung in der ganzen wachsenden Zone einzuleiten.

Für die Ergebnisse der angestellten Versuchsreihen mit Maiswurzeln mag folgende Tabelle als Beleg dienen.

Tabelle XX. *Zea Mays.*

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	24	25	38	40	38	38	35	35	50	50	30	30	28	30	55	55
2.	42	40	73	61	60	54	65	55	76	57	47	37	48	38	82	71
3.	57	48	89	71	80	57	79	70	102	80	65	43	72	43	115	91
4.	78	50	102	79	87	57	98	78	121	80	78	44	72	43	117	91

Tag	IX.		X.		XI.		XII.		XIII.		XIV.		XV.		XVI.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1	30	30	20	20	33	31	22	22	16	18	12	13	20	20	18	18
2.	51	37	41	36	72	61	64	57	58	43	43	36	49	39	49	41
3.	69	47	64	53	82	67	75	79	74	50	60	39	61	40	78	55
4.	69	47	77	53	102	72	109	105	99	50	71	42	67	40	91	64

Bei den hier angeführten Versuchspaaren hatten sich die Wurzeln in der Inversstellung vollkommen gerade erhalten. Sie erschienen durchgängig gehemmt im Vergleich mit den normal wachsenden Wurzeln. Der durchschnittliche Hemmungswert betrug 29 %. Im Laufe dieser Untersuchungen konnte ich verschiedene Wurzeln beobachten, deren Spitze sich meist während der Nacht, wenn in der Kontrolle eine größere Pause eintrat, um 15—20° von der Lotrichtung entfernte, ohne daß sich die Wurzelspitze in der engen Röhre ganz umkrümmen konnte; bei diesen trat dann immer die vorerwähnte Wachstumsbeschleunigung ein.

Eine weitere Tabelle soll die Versuchsergebnisse mit Lupinenwurzeln illustrieren.

Tabelle XXI. *Lupinus albus.*

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.		VIII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	20	20	20	20	21	22	19	20	28	28	25	25	25	22	26	25
2.	35	35	42	34	42	32	46	39	52	40	45	34	47	37	45	41
3.	55	50	45	39	45	32	51	41	60	41	51	36	59	39	55	43
4.	63	50	45	44	49	32	54	42	64	—	51	36	61	39	56	44
5.	69	50	—		51	—	54	—	64	—	—		—		57	45

Tag	IX.		X.		XI.		XII.		XIII.		XIV.		XV.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	24	23	20	20	21	23	27	27	26	25	27	27	20	20
2.	48	35	42	33	39	39	45	39	50	39	49	43	40	33
3.	59	39	49	43	50	48	53	42	59	45	61	48	48	43
4.	60	42	49	45	52	49	54	42	59	45	63	50	50	43
5.	60	42	—		52	49	54	—	—		63	50	—	

Die Außenbedingungen waren bei dieser Versuchsreihe dieselben, wie bei den Maiswurzeln. Die Wachstumstätigkeit der Wurzeln war aber weniger lebhaft. Auch die Hemmung in der Inversstellung erreichte keinen so hohen Wert, war aber immerhin recht beträchtlich; sie betrug 20 %.

Zum Schlusse mag noch eine Versuchsreihe mit Wurzeln von *Vicia faba* folgen:

Tabelle XXII. *Vicia faba.*

Tag	I.		II.		III.		IV.		V.		VI.		VII.	
	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i	n	i
1.	13	13	13	13	34	35	38	37	38	38	16	16	25	25
2.	33	36	28	21	56	47	50	55	49	56	25	30	44	38
3.	52	58	45	21	79	61	63	76	60	80	37	46	67	52
4.	—	63	—		82	61	63	82	60	85	37	46	68	52

Die Tabelle bestätigt, was schon früher über die Unbrauchbarkeit der *Faba*-Wurzeln für unsere Zwecke gesagt wurde. Die Wurzeln nehmen von der Spitze nach der Basis sehr rasch an Stärke zu und bedingten infolgedessen die Verwendung weiter Glasröhren. In diesen konnte aber der dünne Spitzenteil Nutationsbewegungen ausführen, erfuhr dabei eine tropistische Reizung und krümmte sich daher um. Bei vier von sieben inversgestellten Wurzeln (I, IV, V, VI) trat dies ein, und die Folge davon war, wie die Tabelle lehrt, eine Wachstumsbeschleunigung. Die drei übrigen Wurzeln, die ihre vertikale Inversstellung beibehielten, zeigen wieder im Vergleich mit den Kontrollpflanzen eine deutliche Wachstumshemmung; sie betrug 32 %. Die Wurzeln dagegen, deren Spitze sich umgekrümmt hatte, überholten die Vergleichsexemplare um 23 %. Die vorliegenden Wachstumstabellen zeigen, daß bei positiv geotropischen Organen bei Überführung in die vertikale Inverslage ebenso eine Hemmung des Längenwachstums eintritt, wie bei negativ geotropischen Organen. Daß bei einer Wegkrümmung der Wurzelspitze, das heißt des alleinigen Sitzes der Reizperzeption, von der Lotrichtung die Hemmung im Längenwachstum unterbleibt, ist ganz natürlich.

Schließlich ist noch anzuführen, daß Versuche mit Seitenwurzeln zweiter Ordnung von Weidenstecklingen ergebnislos verliefen. Das Wachstum solcher Seitenwurzeln zweiter Ordnung, denen im allgemeinen auch keine merkliche geotropische Sensibilität zukommt[1]), wurde bei Wasserkulturen und bei Erdekulturen hinter einer Glaswand beobachtet. Sie entspringen nahezu senkrecht auf der Mutterwurzel und wachsen nach allen Seiten, ohne daß bei ihrer verschiedenen Lage zur Lotrichtung eine Beeinflussung des Längenwachstums durch die Schwerkraft zu bemerken wäre. Ihr Wachstum wird vielmehr durch innere Ursachen bestimmt, die in erster Linie auch die Entstehung der Seitenwurzeln auf der Konvexseite gekrümmter Seitenwurzeln erster Ordnung, bedingen[2]). Ebenso indifferent verhielten sich Wurzeln zweiter Ordnung von *Pistia* und *Pontederia*.

Das Ergebnis der vorliegenden Untersuchungen ist, nochmals kurz zusammengefaßt, folgendes:

1) Sachs, Arbeiten d. Botan. Instituts in Würzburg, 1874, Bd. 1, p. 631. Pfeffer, a. a. O., II. Bd., p. 563.

2) Noll, Landwirtschaftl. Jahrbücher 1900, Bd. 29, p. 422.

Es bestätigt sich ganz allgemein die von den früheren Autoren ausgesprochene Behauptung, daß die Überführung geotropischer Organe in die inverse Vertikallage eine Hemmung des Längenwachstums zur Folge hat. In der Horizontallage am Klinostaten tritt dagegen nach Fr. Schwarz und Elfving, sowie nach eigenen Beobachtungen an Gramineenkeimpflanzen, keine Änderung der Wachstumsschnelligkeit gegenüber normalstehenden Organen ein.

Im einzelnen bestätigen die Tatsache einer Wachstumshemmung in der Inversstellung die Untersuchungen mit Schimmelpilzen, spezieller mit *Phycomyces nitens*, die eine Wiederholung der Elfvingschen Versuche sind.

Bei diesen konnte auch eine schon von Elfving beobachtete Nachwirkung der Schwerkraft festgestellt werden, die sich in zweierlei Weise äußert:

Einmal macht sich bei einstündiger Umkehrperiode die aus der Reizstimmung in der Inverslage resultierende Wachstumshemmung erst in der folgenden oder den folgenden Stunden geltend, also nach Rückführung in die Normalstellung.

Außerdem führt nach mehrstündiger Inversstellung eine Nachwirkung anscheinend zu einer beschleunigten Wachstumsbeendigung des Sporangiumträgers.

Neu hinzugekommen sind als Bestätigung der oben ausgesprochenen Tatsache die Ergebnisse mit negativ geotropischen Sprossen monokotyler und dikotyler Keimpflanzen.

Bei diesen war außerdem das Auftreten von Wachstumskorrelationen zu verzeichnen, sofern der Gipfelteil des Sprosses die inverse Gleichsgewichtslage verließ und sich infolge negativ geotropischer Aufkrümmung der Normallage näherte. Die hierdurch ausgelöste korrelative Wachstumsbeschleunigung führte zu einem Ausgleich der vorausgehenden Wachstumshemmung. Diese Korrelationen zeigen große Ähnlichkeit mit den von Raciborski beobachteten Wachstumsverhältnissen bei hängenden Langtrieben tropischer Lianen.

In weitem Umfange konnten Wachstumskorrelationen auch bei Untersuchungen an Trauerbäumen beobachtet werden, die im Anschluß an Vöchting ausgeführt wurden. Bei den hängenden Zweigen dieser Bäume bewirkt die Schwerkraft nicht nur eine Hemmung des Längenwachstums, sondern bestimmt auch die Ursprungsstelle neuer Langtriebe am Mutterzweige. Die ver-

schieden stark ausgeprägte Polarität in Kombination mit der Schwerkraft führt zur Entstehung aller möglichen Übergangsformen zwischen typischer Trauerform und dem normalen Habitus aufrecht wachsender Bäume.

Versuche mit Hauptwurzeln verschiedener Keimpflanzen ergaben eine Hemmung des Längenwachstums bei inverser Aufstellung, so daß also das Eintreten dieser Hemmung nicht nur für negativ geotropische Organe gilt, sondern ganz allgemein für parallelotrope Organe ausgesprochen werden kann.

Die einzige, bisher beobachtete Ausnahme von diesem Verhalten parallelotroper Organe bei inverser Aufstellung macht der Grasknoten, dessen Längenwachstum in normaler Vertikalstellung nach einer bestimmten Zeit erlischt, beim Horizontallegen aber wieder einseitig, am Klinostaten (sowohl bei paralleler, wie senkrechter Stellung zur horizontalen Klinostatenachse) allseitig gleichmäßig angeregt wird und lange Zeit anhalten kann. Während dieser erneuten Wachstumstätigkeit ist der Grasknoten am Klinostaten bei senkrechter Stellung zur horizontalen Achse und bei einseitiger Beleuchtung imstande, heliotropische Krümmungen auszuführen [1]).

Die diesen Ausführungen zugrunde liegenden Versuche wurden vom Sommer 1902 bis Sommer 1903 im Botanischen Institut und Garten der Universität Leipzig ausgeführt. Ich kann nicht unterlassen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Pfeffer, für die stete Anregung und wohlwollende Unterstützung, der ich mich während meiner Arbeiten erfreuen durfte, meinen aufrichtigsten, tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Leipzig, Juni 1904.

1) Pfeffer, a. a. O., Bd. II, p. 651.

Über die normale und die anaërobe Atmung bei Abwesenheit von Zucker.

Von

S. Kostytschew.

Die Natur der anaëroben (der sog. „intramolekularen") Atmung der Pflanzen ist bis jetzt noch nicht endgültig aufgeklärt. Nachdem Brefeld[1]), Müntz[2]) und andere Forscher die allgemeine Verbreitung der anaëroben Atmung festgestellt haben, und durch die Versuche von Wilson-Pfeffer[3]) dargetan worden ist, daß die bei Sauerstoffabschluß fortdauernde Kohlensäureausscheidung kein mit dem Absterben des Organismus verknüpfter Prozeß, sondern eine Lebenserscheinung ist, hat Pfeffer[3]) zuerst die Anschauung von dem genetischen Zusammenhange der normalen und der anaëroben Atmung ausgesprochen. Diese Annahme wird tatsächlich dadurch bekräftigt, daß verschiedene äußere Einflüsse, wie zB. Einwirkung von Wärme[4]), Reizen[5]) usw., einen merkwürdig ähnlichen Effekt auf beide Atmungsprozesse ausüben. Eine ausführliche Besprechung der hierzu gehörigen Literatur wird später erfolgen.

Eine andere Theorie, die gegenwärtig am meisten verbreitet ist, nimmt an, daß die anaërobe Atmung in keinem genetischen Zusammenhange mit der normalen Atmung steht, aber mit der alkoholischen Gärung der Hefe identisch ist. Nach dieser Theorie ist also die bei den Pflanzen in sauerstofffreien Medien stattfindende Kohlensäureausscheidung lediglich das Resultat der Vergärung von löslichen Kohlehydraten.

---

1) Brefeld, Landw. Jahrbücher 1876, Bd. V.

2) Müntz, Annales de chimie et de physique 1876, V. sér., T. 8.

3) Pfeffer, Untersuchgn. aus d. botan. Instit. zu Tübingen, 1885, Bd. I, H. 4.

4) Chudiakow, Landw. Jahrbücher 1894, Bd. XXIII, p. 333.

5) Morkowin, Berichte d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1903, Bd. XXI, p. 72.

In meinen früher publizierten Abhandlungen über die anaërobe Atmung der Schimmelpilze[1]) habe ich darauf hingewiesen, daß diese Organismen bei verschiedenartigen Ernährungsbedingungen die Fähigkeit zur anaëroben Atmung nicht verlieren. Diese Tatsache steht mit der herrschenden Theorie offenbar im Widerspruche; die von mir ausgeführten Versuche waren jedoch in dieser Hinsicht nicht ganz beweiskräftig: mein Hauptzweck war die Erforschung der Einwirkung von Lösungen organischer Stoffe verschiedener Konzentration auf die Energie der anaëroben Atmung; die Pilzkulturen wurden deshalb immer auf Zucker gezogen; nur nach der völligen Entwicklung der Pilzdecken wurden die Zuckerlösungen durch andere Nährmedien ersetzt. Bei dieser Methodik konnte der Einwand nicht beseitigt werden, daß Zucker oder dessen direkte Umwandlungsprodukte auch nach dem Wechsel der Lösungen im Innern der Hyphen vorrätig bleiben konnten. Die bedeutende Wichtigkeit der Frage nach dem Chemismus der anaëroben Atmung zwang mich, weitere Versuche vorzunehmen, bei welchen Zucker als Kohlenstoffquelle von Anfang an vollständig ausgeschlossen werden mußte. Diese Versuche, deren Resultate ich in der vorliegenden Abhandlung mitteile, müssen also als Grundversuche betrachtet werden und bezwecken die Lösung folgender Fragen:

1. Wie verläuft die anaërobe Atmung bei Abwesenheit von Zucker?

2. Welche Änderungen kommen in der normalen Atmung unter dem Einflusse einer zeitweiligen Sauerstoffentziehung vor, wenn der Pflanze kein Zucker zur Verfügung steht?

Ausführliche Untersuchungen dieser Art erschienen mir um so wünschenswerter, als die gegenwärtig herrschende Theorie der anaëroben Atmung der Pflanzen auf keiner soliden experimentellen Grundlage fußt: direkt wird sie nur durch die nicht zahlreichen Versuche Diakonows bekräftigt. Die Resultate der Untersuchungen Diakonows[2]), welcher mit Schimmelpilzen experimentiert hatte, können in folgenden Sätzen kurz zusammengefaßt werden:

1. Bei Abwesenheit von Zucker und Sauerstoff findet keine Kohlensäureausscheidung statt.

---

1) Kostytschew, Journal f. experiment. Landwirtschaft, 1901, Bd. V, p. 580 (russisch). Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 1902, Bd. XX, p. 327.

2) Diakonow, Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 1886, Bd. IV, p. 1.

2. Bei Abwesenheit von Zucker und Sauerstoff kann ein Schimmelpilz auch bei einer sonst vorzüglichen Nahrung (Chinasäure) kaum eine Stunde sein Leben fristen.

Aus diesen beiden Sätzen resultiert die Schlußfolgerung: „Ohne Sauerstoffatmung oder Alkoholgärung findet kein Leben statt.“ Diese Ansicht finden wir in manchen Lehrbüchern der Pflanzenphysiologie vertreten; wie aus meinen weiter folgenden Versuchen zu ersehen ist, sind aber beide Sätze Diakonows unrichtig; mithin muß auch die Schlußfolgerung einstweilen als vollständig hypothetisch erscheinen.

Methodisches.

Als Objekt für alle in dieser Abhandlung beschriebenen Versuche wurde der Schimmelpilz *Aspergillus niger* ausgewählt (daß höhere Pflanzen für derartige Versuche sich meistenteils als untauglich erweisen, hat schon Diakonow seinerzeit richtig betont). Unter den niederen Pilzen wurde *Aspergillus niger* auf Grund folgender Erwägungen bevorzugt:

1. Dieser Pilz kann auf verschiedenartigen organischen Substanzen ohne Schwierigkeit kultiviert werden;

2. Er ist ein typischer Aërobe und ruft keine spezifischen Gärungsvorgänge hervor.

Es wurden im ganzen drei Versuchsserien ausgeführt, zwecks Untersuchung von drei Kohlenstoffquellen: Pepton, Weinsäure und Chinasäure. Pepton kam als „Witte-Pepton“ in Anwendung; die beiden letztgenannten Substanzen wurden von C. A. F. Kahlbaum in Berlin als chemisch rein bezogen; sie enthielten keine Spur von löslichen Kohlehydraten. Wenn geringe Mengen von zuckerartigen Substanzen in meinem „Pepton“-Präparat vorhanden gewesen wären (was sich aber direkt nicht nachweisen ließ), so müßten sie in den ersten Tagen der Entwicklung der Pilzkultur ohne Zweifel vollständig verbraucht worden sein. Als Nährsubstrat bediente ich mich der Raulinschen Flüssigkeit, in welcher Salze von Zn und SiO_2 ausgeschlossen waren, und Zucker durch eine von den oben genannten Kohlenstoffquellen ersetzt wurde; nähere Angaben darüber findet man in den Versuchsprotokollen.

Die Methodik der Versuchsanstellung bestand darin, daß die zu untersuchende Pilzkultur mit einem bestimmten Volumen Luft

oder Stickstoff abgeschlossen wurde; nach Verlauf entsprechender Zeitintervalle wurden dem Versuchskolben Gasportionen entnommen und analysiert; aus den erhaltenen Zahlen ließ sich sodann die Atmungsenergie auf die bekannte Weise berechnen[1]). Als Kulturgefäße wurden ca. 250 ccm fassende, konische Kolben mit oben erweitertem Halse ausgewählt; jeder Kolben wurde mit 50 ccm Nährlösung beschickt, vorläufig mit einem Wattepfropfen verschlossen, 15 Minuten lang bei 120° sterilisiert, alsdann mit Sporen von *Aspergillus niger* geimpft und in einen Thermostaten bei 32° gestellt. Nachdem die Pilzkultur das gewünschte Entwicklungsstadium erreicht hatte, wurde der Wattepfropfen durch einen zweimal durchbohrten Kautschukstöpsel ersetzt; in die Öffnungen des Stöpsels wurden ein Zu- und ein Ableitungsrohr eingesetzt, welche außerhalb des Kolbens zweimal unter rechtem Winkel gebogen waren. Der letzte Schenkel des Ableitungsrohres wurde in ein Gefäß mit Quecksilber getaucht und diente als Manometer; der letzte Schenkel des Zuleitungsrohres wurde mit einem Stück dickwandigen Gummischlauches versehen, an welchem sich ein Quetschhahn befand; dieses Rohr diente zum Entnehmen von Gasportionen, bezw. zur Verbindung mit dem Apparate zur Entwicklung des Stickstoffgases[2]) (oder mit der Luftpumpe). Beide Röhren hatten einen inneren Watteverschluß und wurden samt dem Stöpsel jedesmal vor dem Gebrauch, in Löschpapier gewickelt, bei 120° sterilisiert. Daß bei dem Einsetzen des Kautschukstöpsels die Möglichkeit einer Verunreinigung der Pilzkultur ohne Schwierigkeit vermieden werden konnte, bedarf kaum der Erwähnung. Die Erweiterung am Halse des Kolbens oberhalb des Stöpsels wurde mit Quecksilber gefüllt, wodurch ein vollständig luftdichter Verschluß geschaffen wurde.

Der auf diese Weise ausgerüstete Kulturkolben sollte nun, je nach dem Versuchszweck, entweder mit frischer Luft oder mit Stickstoff gefüllt werden. War ersteres der Fall, so wurde der

1) Wie aus der weiteren Darlegung ersichtlich wird, bestand der Hauptmangel der Versuchsanstellung Diakonows darin, daß dabei ein zu rascher Wechsel aërober und anaërober Lebensbedingungen eintrat; deswegen habe ich die „Einsperrmethode" bevorzugt, wobei der Versuchskolben ohne jede Aufsicht mehrere Stunden hindurch stehen bleiben kann. Daß ich andere Resultate als Diakonow erzielte, glaube ich hauptsächlich diesem Umstande zuschreiben zu dürfen.

2) Dieses Gas scheint mir für Objekte, die gegen die Anaërobiose so außerordentlich empfindlich sind wie *Aspergillus niger*, zuverlässiger zu sein als der sonst gebräuchliche Wasserstoff.

Kolben mit einer Luftpumpe in Verbindung gesetzt und eine halbe bis eine Stunde lang Luft durchgetrieben, wonach der Kolben auf die weiter unten beschriebene Weise abgesperrt wurde. Das Füllen mit Stickstoff wurde auf folgende Weise erreicht: in einen geräumigen (ca. 500 ccm fassenden) Rundkolben wird ein Gemisch von 85 g reinem Kaliumnitrit, 53,5 g Ammoniumchlorid und 180 bis 200 ccm Wasser gebracht[1]), und der Kolben mit einer freien Flamme anfangs mäßig stark erwärmt. Sobald sich alles aufgelöst hat und eine lebhafte Gasentwicklung eingetreten ist, muß die Erwärmung bedeutend abgeschwächt werden. Das aus dem Kolben strömende Gas passiert mit Schwefelsäure und mit Natronkalk gefüllte Reinigungsgefäße, schließlich ein kurzes Verbrennungsrohr, in welches eine reduzierte Kupferspirale (wie sie bei den volumetrischen Stickstoffbestimmungen gebräuchlich ist) eingeschlossen und im Zustande roten Glühens unterhalten wird (bei Anwendung von chemisch reinen Reagenzien ist diese letztgenannte Reinigungsvorrichtung nicht notwendig). Die Regulierung des Gasstromes kann leicht durch eine entsprechende Erwärmung (resp. durch eine zeitweilige Abkühlung) des Kolbens erzielt werden. Die beschriebene Methode ist zwar teuerer, aber kaum komplizierter, als die Methode, Wasserstoff durchzuleiten. Das Durchleiten des Stickstoffgases dauerte bei meinen Versuchen so lange, bis die letzten Spuren von Sauerstoff durch den Stickstoff verdrängt waren, wovon ich mich jedesmal durch eine Kontrollgasanalyse vergewisserte. Nach vollendeter Stickstoffdurchleitung wurde der Kolben luftdicht geschlossen, was sich mit Hilfe einer nur unbedeutend modifizierten Gaspipette von Bonnier und Mangin bewerkstelligen ließ. Nachdem durch Entnehmen einer entsprechenden Gasmenge das Quecksilber im Manometerrohr auf die gewünschte Höhe eingestellt war, wurde der Gummischlauch und der mit ihm verbundene Schenkel des Zuleitungsrohres mit Quecksilber gefüllt, und sodann der Quetschhahn am Gummischlauch geschlossen. Da nun der Gasdruck im Innern des Kolbens niedriger als der der umgebenden Luft war, und die innere Atmosphäre von der äußeren lediglich durch Glas und Quecksilber getrennt wurde, so konnte der Verschluß als vollständig luftdicht gelten. Es bedarf keiner großen Geschicklichkeit, um alle beim Schließen des Kolbens nötigen Operationen so aus-

---

1) Es ist zweckmäßig, das Gemisch vor dem Gebrauche die Nacht über stehen zu lassen, wodurch eine ruhigere Reaktion erzielt wird.

zuführen, daß dabei ins Innere des Kolbens kein einziges Luftbläschen dringt. Die geschlossenen Kolben standen im Dunkeln bei ca. 17—18° C.; die Temperaturschwankungen im Verlauf eines Versuches gingen nie über 2° C. hinaus. Nach Ablauf bestimmter Zeitintervallen wurden dem Versuchskolben Gasportionen entnommen und analysiert. Für die Gasanalyse bediente ich mich des Apparates von Polowzow[1]) mit einer Modifikation von A. Richter (dieselbe besteht im wesentlichen darin, daß der Sauerstoff nicht durch Absorbierung mit alkalischem Pyrogallol, sondern durch Verbrennung mit Wasserstoff bestimmt wird). Da die Analysenzahlen nur über die prozentische Zusammensetzung eines Gasgemisches Aufschluß geben können, mußte außerdem noch das Gesamtvolumen des in je einem Kolben abgesperrten Gases bestimmt werden. Dies wurde nach einer bekannten Methode ausgeführt, welche darin besteht, daß von dem Kolben eine Gasportion A entnommen und bei gewöhnlichem Druck P im kalibrierten Eudiometerrohr gemessen wird; außerdem muß der Gasdruck im Innern des Kolbens vor und nach dem Entnehmen der Gasportion bestimmt werden. Wir bezeichnen diese beiden letzten Daten entsprechend durch p und p^1. Aus allen diesen Zahlen läßt sich nun das Gesamtgasvolumen V auf Grund des Mariotteschen Gesetzes berechnen:

$$Vp = \left(v + \frac{AP}{p^1}\right)p^1, \text{ oder } V = \frac{AP}{p - p^1}$$

Es sei noch erwähnt, daß bei der Berechnung von $\frac{CO_2}{O_2}$ der Sauerstoffgehalt der Laboratoriumsluft auf Grund mehrfach wiederholter Gasanalysen gleich 20,80% angenommen wurde.

Bevor ich zur Beschreibung der ausgeführten Versuche übergehe, möchte ich noch die Größe der Versuchsfehler und ihren Einfluß auf die erhaltenen Resultate in Kürze besprechen. Die Ausgiebigkeit der anaëroben Atmung von *Aspergillus* ist bei Abwesenheit von Zucker sehr gering; doch darf nicht vergessen werden, daß 1. die anaërobe Atmung dieses Pilzes auch auf Kosten von Zucker nicht viel energischer vor sich geht, und daß 2. die normale Atmung von *Aspergillus* auf einem zuckerhaltigen Substrat ebenfalls eine ausgiebigere ist, als auf Kosten anderer Stoffe. Überhaupt darf man offenbar solche Lebensvorgänge, die mit geringem

---

1) Polowzow, Untersuchungen über die Pflanzenatmung. St. Petersburg 1901 (russisch).

Stoffansatz verknüpft sind, nicht ohne weiteres für bedeutungslos halten. In unserem Falle ist es zB. meiner Meinung nach für die theoretische Physiologie nicht ohne Interesse festzustellen, ob die anaërobe Atmung bei jeder Art von Ernährung möglich ist, welche eine Entwicklung des Organismus gestattet, oder ob ein solcher Zusammenhang nicht besteht. Nur muß, wenn der zu untersuchende Prozeß mit geringer Energie verläuft, darauf geachtet werden, daß die Ergebnisse der Untersuchung sich nicht etwa durch die unvermeidlich erweiterten Grenzen der Versuchsfehler erklären ließen. Bei meiner Versuchsanstellung waren folgende Fehlerquellen möglich:

1. Fehler bei der Bestimmung des Gesamtvolumens des Gasgemisches.

Das Messen der Gasportion wurde immer in demselben, auf 0,1 ccm geteilten Eudiometerrohr vorgenommen. Das Volumen der Gasportion betrug immer ca. 50 ccm, das Gesamtgasvolumen 200 bis 230 ccm. Der Maximalfehler beim Ablesen am Eudiometer, gleich 0,1 ccm, hat einen Gesamtfehler von 0,5 ccm oder $\frac{1}{400}$ des Gesamtvolumens (mithin auch $\frac{1}{400}$ der gesamten Kohlensäuremenge) zur Folge. Beim Ablesen am Manometer konnte dadurch ein Fehler entstehen, daß der Durchmesser meiner Manometerröhren etwas enger war, als dies bei echten Barometerröhren üblich zu sein pflegt. Dieser Fehler ist aber konstant und seine Größe ebenfalls sehr unbedeutend: wenn wir annehmen, daß beim Ablesen am Manometer ein Fehler von 2 mm Quecksilberdruck begangen wurde (was aber kaum möglich ist), so resultiert daraus ein Maximalfehler von $\frac{1}{350}$ des Gesamtgasvolumens (also $\frac{1}{350}$ der ausgeschiedenen CO_2). Es ist nun klar, daß der bei der Bestimmung des Gesamtvolumens mögliche Fehler im Vergleich mit den Fehlern der Gasanalyse so winzig klein ist, daß man ihn vollständig unberücksichtigt lassen kann.

2. Fehler, bedingt durch die im Substrat gelöst gebliebene Kohlensäure.

Wie Kontrollversuche, bei denen Evakuieren vorgenommen wurde, ergaben, ist auch dieser Fehler sehr unbedeutend (meistenteils sogar unbestimmbar).

3. Es bleibt also nur eine reelle Fehlerquelle übrig: Die Fehler der Gasanalyse. Bei meinen Bestimmungen gingen die Analysenfehler nicht über 0,1% hinaus. Leider wird hier ein Fehler desto schwerer, je geringer die gesamte Kohlensäuremenge ist; bei einem Kohlensäuregehalt von 1% ist ein Fehler von $\frac{1}{10}$

der gesamten Kohlensäuremenge möglich. In bezug auf die anaërobe Atmung ging jedoch mein Bestreben dahin, bloß festzustellen, ob dieser Prozeß bei den gegebenen Bedingungen überhaupt stattfindet, und, wenn dies der Fall war, zu erforschen, ob die anaërobe Kohlensäureausscheidung mit der Zeit zunimmt oder abnimmt. Für solche Zwecke konnte ich mich mit dem oben berechneten Grad der Genauigkeit begnügen. Es muß noch bemerkt werden, daß in allen den Fällen, wo der Kohlensäuregehalt eines Gasgemisches 2% nicht überstieg, die angeführten Analysenzahlen Mittelwerte von mindestens zwei Analysen sind, deren Differenz geringer als 0,1% war. In den Versuchsprotokollen sind neben den Analysenzahlen immer die absoluten Mengen der ausgeschiedenen Kohlensäure in Kubikzentimetern (auf 0° und 760 mm Quecksilberdruck bezogen) angegeben; diese Daten sind, wie aus obiger Darstellung ersichtlich, als bis auf ca. 0,2 ccm richtig anzusehen. Genaue Angaben über Temperatur und Gasdruck, durch welche alle Zahlen annähernd gleichmäßig beeinflußt worden sind, habe ich in den einzelnen Fällen nicht angeführt, um eine übermäßige Anhäufung von Zahlen geringer Bedeutung zu vermeiden; die Gesamtgasvolumina sind immer nur einmal für je einen Versuch in runden Zahlen angegeben; bei der Berechnung auf gleiche Zeit wurden immer zehn Stunden als Zeiteinheit angenommen.

I. Versuchsserie. Kohlenstoffquelle: Pepton.

Nährlösung: Raulinsche Flüssigkeit ohne $ZnSO_4$ und K_2SiO_3 und unter Ersatz des Zuckers durch „Witte-Pepton“ (5 g „Pepton“ in 100 ccm Flüssigkeit). Ein jeder Kolben wurde mit 50 ccm Nährlösung beschickt.

Zunächst mußte natürlich festgestellt werden, ob die anaërobe Atmung des Pilzes bei dieser Art von Ernährung überhaupt stattfindet. Darüber gibt folgender Versuch Aufschluß:

Versuch 1.

Dreitägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtvolumen = 197 ccm. Temp. 16°.
Stickstoffperiode = 13 Stunden.
Gasanalyse: CO_2 = 1,79%, N_2 = 98,21%.
CO_2 = 3,4 ccm bei 0° und 760 mm.

Folgende zwei Versuche haben den Zweck, zu erforschen, wie die anaërobe Kohlensäureausscheidung bei längerem Verweilen im Stickstoff verläuft.

Versuch 2.

Dreitägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 212 ccm. Temp. 16—17°.

Stickstoffperiode: a) = 13 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,19%, N_2 = 98,81%.

CO_2 = 2,4 ccm bei 0° und 760 mm.

b) Weitere 29 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 2,05%, N_2 = 97,95%.

CO_2 = 4,1 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 24 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 2,92%, N_2 = 97,08%.

CO_2 = 5,8 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,1665 g.

Atmungsenergie pro 10 Stunden berechnet:

Stickstoffperiode a) CO_2 = 1,8 ccm,

b) CO_2 = 0,6 „

c) CO_2 = 0,7 „

Versuch 3.

(Genaue Wiederholung von Versuch 2.)

Dreitägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 227 ccm. Temp. 16—17°.

Stickstoffperiode: a) = 13 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,15%, N_2 = 98,85%.

CO_2 = 2,5 ccm bei 0° und 760 mm.

b) Weitere 29 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 2,08%, N_2 = 97,92%.

CO_2 = 4,4 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 24 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 2,60%, N_2 = 97,40%.

CO_2 = 5,6 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,1340 g.

Atmungsenergie pro 10 Stunden:

Stickstoffperiode a) CO_2 = 1,9 ccm,

b) CO_2 = 0,7 „

c) CO_2 = 0,5 „

Wir sehen also, daß die anaërobe Atmung auf Pepton zwar nur schwach ist, aber doch regelmäßig verläuft und nach 66stündigem Verweilen im Stickstoff noch nicht vollständig erloschen ist. Doch wurde der größte Teil der ausgeschiedenen Kohlensäure während der ersten 13 Stunden entwickelt. Es wäre darum von Interesse, festzustellen, ob nicht etwa auch im Verlaufe dieser Periode eine rasch sinkende Kohlensäureausscheidung beobachtet werden kann: man könnte vermuten, daß der größte Teil der CO_2, die während der Periode a) entwickelt wird, nur auf die ersten 2—3 Stunden fällt. Auch wäre es von Interesse, zu erforschen, welche Änderungen in der Sauerstoffatmung unter dem Einflusse einer zeit-

weiligen Sauerstoffentziehung vorkommen. Zu diesen Zwecken wurden folgende Versuche angestellt:

Versuch 4.

Viertägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 210 ccm. Temp. 17—18°.

I. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,50%, O_2 = 17,82%, inerte Gase = 80,68%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}45.$$

CO_2 = 2,6 ccm bei 0° und 760 mm.

50 Minuten im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode a) = 3 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0%, N_2 = 100%.

b) Weitere 15 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,10%, N_2 = 98,90%.

CO_2 = 2,0 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 24 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,48%, N_2 = 98,52%.

CO_2 = 2,7 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

III. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,63%, O_2 = 19,72%, i. G. = 79,76%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}52.$$

CO_2 = 1,1 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

IV. Luftperiode = 20 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 8,27%, O_2 = 3,50%, i. G. = 87,23%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}43.$$

CO_2 = 14,1 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,1130.

	Atmungsenergie pro 10 Std.	$\frac{CO_2}{O_2}$
I. Luftperiode	CO_2 = 13,0 ccm . .	0,45,
II. Stickstoffperiode a)	CO_2 = 0 „ . .	—
„ b)	CO_2 = 1,3 „ . .	—
„ c)	CO_2 = 0,3 „ . .	—
III. Luftperiode	CO_2 = 5,5 „ . .	0,52,
IV. Luftperiode	CO_2 = 7,1 „ . .	0,43.

Wir sehen also, daß die anaërobe Atmung bei Peptonernährung während der drei ersten Stunden der Stickstoffperiode unmeßbar schwach ist; die oben ausgesprochene Vermutung hat sich also nicht bestätigt. Gleichzeitig hat sich das Unzulängliche der Versuchsanstellung Diakonows herausgestellt: bei derartigen

Versuchen darf kein zu rascher Wechsel aërober und anaërober Lebensbedingungen eintreten.

Die Energie der Sauerstoffatmung wird durch eine zeitweilige Sauerstoffentziehung abgeschwächt; das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ bleibt dagegen konstant[1]).

Im folgenden Versuche wurde mit einer älteren Kultur experimentiert, um über die biologische Bedeutung der überhaupt sehr wenig ausgiebigen anaëroben Atmung Aufschluß zu bekommen.

Versuch 5.

Fünftägige, stark fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 207 ccm.
Temperatur 17—18°.

I. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,34%, O_2 = 18,48%, i. G. = 80,18%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}52.$$

CO_2 = 2,4 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode a) = 3 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0%, N_2 = 100%.

b) Weitere 15 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,60%[2]), N_2 = 99,40%.

CO_2 = 1,1 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 24 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,61%, N_2 = 99,39%.

CO_2 = 1,1 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

III. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,33%, O_2 = 20,19%, i. G. = 79,48%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}49.$$

CO_2 = 0,6 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

---

1) Bei derartigen Schlußfolgerungen darf selbstverständlich nicht außer acht gelassen werden, daß die große Atmungskurve (Kurve der Abhängigkeit der Atmung von dem Alter) mit dem Beginn der Sporenbildung sehr steil abwärts läuft, daß folglich, wenn auch unmittelbar nach der Stickstoffperiode eine bedeutende Abschwächung der Energie der Sauerstoffatmung eintritt, dies nur in dem Falle als Folge der Sauerstoffentziehung erklärt werden darf, wenn eine zweite, nach Verlauf einiger Zeit ausgeführte Bestimmung wieder ein Steigen der Atmungsenergie aufweist. In dem beschriebenen Versuche ist dies tatsächlich der Fall.

2) Die so geringe Energie der anaëroben Atmung bei dieser Kultur ist vielleicht durch ihr vorgerücktes Entwicklungsstadium erklärlich (vergleiche auch das Trockengewicht).

IV. Luftperiode = 10 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,50%, O_2 = 18,36%, i. G. = 80,14%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,55.$$

CO_2 = 2,7 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,0951 g.

Atmungsenergie pro 10 Std.			$\frac{CO_2}{O_2}$
I. Luftperiode		CO_2 = 12,0 ccm . .	0,52,
II. Stickstoffperiode	a)	CO_2 = 0 „ . .	—
„	b)	CO_2 = 0,8 „ . .	—
„	c)	CO_2 = 0 „ . .	—
III. Luftperiode		CO_2 = 3,0 „ . .	0,49,
IV. Luftperiode		CO_2 = 2,7 „ . .	0,55.

Aus diesem Versuch ist ersichtlich, daß das Einstellen der Kohlensäureausscheidung noch kein sicheres Zeichen des Todes ist. Die Pilzkultur verblieb im ganzen 42 Stunden in einer sauerstofffreien Atmosphäre, wobei mindestens während der letzten 24 Stunden keine Kohlensäurebildung stattfand. Trotzdem war das Leben nicht erloschen. Durch dieses Ergebnis wird, nach meiner Meinung, die biologische Bedeutung der anaëroben Atmung in Frage gestellt. Im Anschluß an die gasometrischen Untersuchungen wurden in jeder Versuchsserie auch einige beiläufige qualitativ-chemische Prüfungen vorgenommen, welche als Rekognoszierung für ein geplantes ausführlicheres physiologisch-chemisches Studium zu betrachten sind. Die von den Pilzdecken abfiltrierten Lösungen wurden auf die Anwesenheit von die Fehlingsche Lösung (unmittelbar oder erst nach ½stündigem Kochen mit verdünnten Mineralsäuren) reduzierenden Substanzen untersucht. Die Mycelien wurden mit kochendem Wasser extrahiert; die Extrakte ebenfalls mit Fehlingscher Lösung geprüft. Außerdem wurde nach Oxalsäure und Glykogen (nach diesem letzteren auf mikrochemischem Wege) gesucht. Solche Untersuchungen, mehrfach mit vollständig normalen Kulturen und mit denen, welche einer Sauerstoffentziehung ausgesetzt worden waren, ausgeführt, ergaben in der Peptonserie alle dasselbe Resultat:

Fehlingsche Lösung reduzierende Substanzen: negativ.
Oxalsäure: positiv.
Glykogen: spurenweise vorhanden.

Zur besseren Übersicht will ich nun die in der Peptonserie erhaltenen Resultate zusammenfassen:

1. Die mit Pepton ernährten Kulturen sind zur anaëroben Atmung befähigt. Die Energie der anaëroben Atmung beginnt nach Verlauf von etwa 12 Stunden rasch zu sinken.

2. Keine der untersuchten Pilzkulturen wurde durch eine tagelang dauernde Sauerstoffentziehung getötet.

3. Man darf kaum annehmen, daß die anaërobe Atmung im Falle der Peptonernährung eine Vergärung der Kohlehydrate ist, denn:

a) die letzteren sind direkt nicht nachweisbar;

b) die Größe von $\frac{CO_2}{O_2}$ deutet auf eine Verbrennung sauerstoffarmer Substanzen hin und bleibt auch unmittelbar nach der Stickstoffperiode unverändert.

4. Die Kohlensäureausscheidung kann bei Sauerstoffabschluß unter Umständen vollständig unterbleiben, ohne daß dadurch der Tod erfolgt; das Leben ist also von dem respiratorischen Gasaustausch nicht unlösbar.

5. Die Energie der Sauerstoffatmung wird durch die Einwirkung zeitweiliger Sauerstoffentziehung bedeutend abgeschwächt.

II. Versuchsserie. Kohlenstoffquelle: Chinasäure.

Nährlösung: Raulinsche Flüssigkeit ohne $ZnSO_4$ und K_2SiO_3 und unter Ersatz des Zuckers durch freie Chinasäure (5 g Chinasäure in 100 ccm Flüssigkeit). Jeder Versuchskolben wurde mit 50 ccm Nährlösung beschickt. Auf diesem Substrat war das Wachstum von *Aspergillus niger* ausgezeichnet: am zweiten Tage nach der Impfung hatten sich immer kräftige, die ganze Oberfläche der Flüssigkeit deckende Mycelien gebildet. Man darf daher wohl annehmen, daß Chinasäure als Kohlenstoffquelle für *Aspergillus* dem Rohrzucker nicht nachsteht.

Über den Verlauf der anaëroben Atmung bei dieser Art von Ernährung geben folgende zwei Versuche Auskunft.

Versuch 1.

Viertägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 204 ccm.
Temp. 16,5—18°.

Stickstoffperiode: a) = 12 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 2,80%, N_2 = 97,20%.

CO_2 = 5,3 ccm bei 0° und 760 mm.

b) Weitere 27 Stunden.

Gasanalyse: $CO_2 = 3{,}80\,\%$, $N_2 = 96{,}20\,\%$.

$CO_2 = 7{,}2$ ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 22 Stunden.

Gasanalyse: $CO_2 = 3{,}91\,\%$, $N_2 = 96{,}09\,\%$.

$CO_2 = 7{,}3$ ccm bei 0° und 760 mm.

Nun wurde der Versuch unterbrochen; eine mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Pilzzellen die Fähigkeit zur Plasmolyse nicht eingebüßt haben.

Trockengewicht des Myceliums = 0,5450 g.

Atmungsenergie pro 10 Std.

Stickstoffperiode: a) $CO_2 = 4{,}4$ ccm,

b) $CO_2 = 0{,}7$ „

c) CO_2 = Spur.

Versuch 2.

Viertägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 206 ccm. Temp. 16—18°.

Stickstoffperiode: a) = 12 Stunden.

Gasanalyse: $CO_2 = 1{,}60\,\%$, $N_2 = 98{,}40\,\%$.

$CO_2 = 3{,}0$ ccm bei 0° und 760 mm.

b) Weitere 27 Stunden.

Gasanalyse: $CO_2 = 2{,}31\,\%$, $N_2 = 97{,}69\,\%$.

$CO_2 = 4{,}3$ ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 22 Stunden.

Gasanalyse: $CO_2 = 2{,}58\,\%$, $N_2 = 97{,}42\,\%$.

$CO_2 = 4{,}7$ ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,4260 g.

Atmungsenergie pro 10 Std.

Stickstoffperiode: a) $CO_2 = 2{,}5$ ccm,

b) $CO_2 = 0{,}5$ „

c) $CO_2 = 0{,}2$ „

Somit ist nachgewiesen, daß die anaërobe Atmung auch bei der Ernährung mit Chinasäure stattfindet; nur scheint dabei die Kohlensäureausscheidung schneller zum Stillstand zu kommen, als dies in der Peptonserie der Fall war. Die nächsten Versuche haben den Zweck, zu erforschen, welche Änderungen in der Sauerstoffatmung unter dem Einfluß einer zeitweiligen Sauerstoffentziehung auftreten. Es sei hier bemerkt, daß die Formel der Chinasäure $C_7H_{12}O_6$ bei totaler Verbrennung in CO_2 und H_2O folgendes Volumverhältnis verlangt:

$$C_7H_{12}O_6 + 7\ O_2 = 6\ H_2O + 7\ CO_2$$

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1.$$

Versuch 3.

Dreitägige Kultur (Anfang der Sporenbildung). Gesamtgasvolumen = 209 ccm. Temp. 16—17°.

I. Luftperiode = 1 Stunde.

Gasanalyse: CO_2 = 4,99%, O_2 = 15,81%, i. G. = 79,20%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1{,}00.$$

CO_2 = 9,6 ccm bei 0° und 760 mm.

2 Stunden im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode = 15 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,71%, N_2 = 99,29%.

CO_2 = 1,4 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

III. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,72%, O_2 = 19,95%, i. G. = 79,33%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}85.$$

CO_2 = 1,4 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,3385 g.

	Atmungsenergie pro 10 Std.
I. Luftperiode . . .	CO_2 = 96,0 ccm,
II. Stickstoffperiode .	CO_2 = 0,9 „
III. Luftperiode . . .	CO_2 = 7,0 „

Das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ am Anfang des Versuches deutet auf eine totale Verbrennung der Chinasäure im Atmungsprozeß hin. Dieses Verhältnis wird durch den Einfluß einer zeitweiligen Sauerstoffentziehung nur unbedeutend verändert, obgleich die Energie der Sauerstoffatmung gleichzeitig sehr abgeschwächt erscheint. Der nächstfolgende Versuch soll die Änderungen der Sauerstoffatmung ausführlicher erläutern und gleichzeitig darüber Aufschluß geben, wie die anaërobe Atmung während der ersten Stunden der Stickstoffperiode verläuft.

Versuch 4.

Viertägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 218 ccm. Temp. 16,5—17,5°.

I. Luftperiode = 1 Stunde.

Gasanalyse: CO_2 = 2,27%, O_2 = 18,47%, i. G. = 79,26%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}97.$$

CO_2 = 4,5 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode: a) = 3 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0%, N_2 = 100%.

b) Weitere 15 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 2,04%, N_2 = 97,96%.

CO_2 = 4,3 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

III. Luftperiode = 3 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,88%, O_2 = 18,51%, i. G. = 79,64%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,78$$

CO_2 = 3,9 ccm bei 0° und 760 mm.

2½ Stunden im Luftstrome.

IV. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,29%, O_2 = 19,36%, i. G. = 79,35%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,87.$$

CO_2 = 2,7 ccm bei 0° und 760 mm.

15 Stunden im Luftstrome.

V. Luftperiode = 3 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 3,42%, O_2 = 17,46%, i. G. 79,12%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,03.$$

CO_2 = 7,1 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,7625 g.

	Atmungsenergie pro 10 Std.	$\frac{CO_2}{O_2}$
I. Luftperiode	CO_2 = 45,0 ccm . .	0,97,
II. Stickstoffperiode a)	CO_2 = 0 „ . .	—
„ b)	CO_2 = 2,9 „ . .	—
III. Luftperiode	CO_2 = 13,0 „ . .	0,78,
IV. Luftperiode	CO_2 = 13,0 „ . .	0,87,
V. Luftperiode	CO_2 = 23,7 „ . .	1,03.

Die Energie der Sauerstoffatmung wird durch zeitweilige Sauerstoffentziehung bedeutend abgeschwächt, dann nimmt sie wieder zu. Es wäre natürlich vollständig aussichtslos gewesen, wenn man versucht hätte, die Atmungsenergie nach der Stickstoffperiode wieder bis zur ursprünglichen Größe zu steigern, denn bei Beginn und zu Ende des Versuches liegen verschiedene Strecken der großen Atmungskurve vor. Ich habe mich darum in allen derartigen Fällen damit begnügt, den Versuch so lange fortdauern zu lassen, bis das durch die Anaërobiose veränderte Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ wieder seine ursprüngliche Größe erreicht hatte; dies war für mich ein Zeichen, daß der normale Gang des Verbrennungsprozesses wieder hergestellt war. Daß im Verlauf der drei ersten Stunden der Stickstoffperiode keine Kohlensäurebildung beobachtet wurde, darf kaum

lediglich durch die Grenzen der Empfindlichkeit der gasometrischen Methode erklärt werden, denn wenn wir sogar annehmen, daß die Kohlensäureausscheidung während der ganzen Stickstoffperiode gleichmäßig verliefe, so müßten in den drei ersten Stunden ca. 0,3 % CO_2 entwickelt werden. Wir können darnach vermuten, daß die anaërobe Atmung der erwachsenen Kulturen anfänglich mit höchst geringer Intensität verläuft.

Überblicken wir die beschriebenen Versuche der Chinasäureserie, so bemerken wir, daß im Versuch 3, wo mit einer jüngeren Pilzkultur experimentiert wurde, die Energie der anaëroben Atmung eine sehr schwache war. Dies ist um so unerwarteter, als die Sauerstoffatmung derselben Kultur im Anfang des Versuches eine sehr ausgiebige gewesen war. Dieser Umstand zwang mich, noch einige Versuche mit jungen Kulturen vorzunehmen, welche höchst merkwürdige Resultate ergaben.

Versuch 5.

Zweitägige Kultur ohne Sporenbildung. Gesamtgasvolumen = 197 ccm. Temp. 18—18,5°.

I. Luftperiode = 1 Stunde 20 Min.

Gasanalyse: CO_2 = 10,35 %, O_2 = 10,71 %, i. G. = 78,94 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,02.$$

1 Stunde im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode: a) 2 Stunden 20 Minuten.

Gasanalyse: CO_2 = 0,68 %, N_2 = 99,32 %.

CO_2 = 1,2 ccm bei 0° und 760 mm.

b) Weitere 12 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,67 %, N_2 = 99,33 %.

CO_2 = 1,2 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 12 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,70 %, N_2 = 99,30 %.

CO_2 = 1,2 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

III. Luftperiode: 2 Stunden.

Gasanalysen: Spuren von CO_2.

Trockengewicht des Myceliums = 0,1835 g.

Atmungsenergie pro 10 Stunden:

I. Luftperiode		CO_2 =	133,5 ccm,
II. Stickstoffperiode	a)	CO_2 =	5,2 „
	b)	CO_2 =	0 „
	c)	CO_2 =	0 „
III. Luftperiode		CO_2 =	0 „

Versuch 6.

Zweitägige Kultur ohne Sporenbildung. Gesamtgasvolumen = 218 ccm. Temp. = 18°.

I. Luftperiode = 1 Stunde 10 Min.

Gasanalyse: CO_2 = 7,43 %, O_2 = 13,36 %, i. G. = 79,21 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,00.$$

CO_2 = 14,2 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode: a) = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,40 %, N_2 = 99,60 %.

CO_2 = 0,8 ccm bei 0° und 760 mm.

b) Weitere 11 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,47 %, N_2 = 99,53 %.

CO_2 = 0,9 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 12 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,48 %, N_2 = 99,52 %.

CO_2 = 0,9 ccm bei 0° und 760 mm.

2 Stunden im Luftstrome.

III. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,84 %, O_2 = 19,80 %, i. G. = 79,36 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,81.$$

CO_2 = 1,6 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,1620 g.

Atmungsenergie pro 10 Stunden:

I. Luftperiode		CO_2 =	121,7 ccm,
II. Stickstoffperiode	a)	CO_2 =	4,0 „
„	b)	CO_2 =	0 „
„	c)	CO_2 =	0 „
III. Luftperiode		CO_2 =	8,0 „

Versuch 7.

Zweitägige Kultur ohne Sporenbildung. Gesamtgasvolumen = 200 ccm. Temp. = 18,5°.

I. Luftperiode = 1 Stunde.

Gasanalyse: CO_2 = 6,38 %, O_2 = 14,48 %, i. G. = 79,14 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,01.$$

CO_2 = 11,1 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode: a) = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,40 %, N_2 = 99,60 %.

CO_5 = 0,7 ccm bei 0° und 760 mm.

b) Weitere 12 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,53 %, N_2 = 99,47 %.

CO_2 = 0,9 ccm bei 0° und 760 mm.

c) **Weitere 10 Stunden.**

Gasanalyse: $CO_2 = 0,57\%$, $N_2 = 99,43\%$.

$CO_2 = 1,0$ ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

III. **Luftperiode: 1 Stunde 40 Min.**

Gasanalyse: $CO_2 = 1,01\%$, $O_2 = 19,27\%$, i. G. = 79,72%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,60.$$

$CO_2 = 1,8$ ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

IV. **Luftperiode = 11 Stunden.**

Gasanalyse: $CO_2 = 0,47\%$, $O_2 = 19,95\%$, i. G. = 79,60%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,50.$$

$CO_2 = 0,8$ ccm bei 0° und 760 ccm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,1425 g.

Atmungsenergie pro 10 Stunden				$\frac{CO_2}{O_2}$
I. Luftperiode		$CO_2 =$ 111,0 ccm	. .	1,01
II. Stickstoffperiode	a)	$CO_2 =$ 3,6 ccm	. .	—
„	b)	$CO_2 =$ 0,2 „	. .	—
„	c)	$CO_2 =$ Spur	. .	—
III. Luftperiode		$CO_2 =$ 10,8 „	. .	0,60
IV. Luftperiode		$CO_2 =$ 0,7 „	. .	0,50

Es ergibt sich also, daß Kulturen, die zwei Tage alt sind, gegen die Anaërobiose viel empfindlicher sind, als die vier Tage alten. Bei jungen Kulturen wird im Anfang der Stickstoffperiode die anaërobe Atmung sofort in Gang gesetzt, doch wird sie durch die tödliche Wirkung der Sauerstoffentziehung schnell zum Stillstand gebracht. Die normale Atmung erfährt bei jungen Kulturen infolge zeitweiliger Anaërobiose eine kolossale Depression; möglicherweise tritt bald der Tod ein, doch will ich hier noch einmal den Leser darauf aufmerksam machen, daß das Erlöschen der Kohlensäurebildung noch kein sicheres Zeichen des Todes ist.

Auf Grund der drei letzten Versuche in der Chinasäureserie muß das Verhalten junger Kulturen gegen die Sauerstoffentziehung von dem älterer (fruktifizierender) Kulturen scharf unterschieden werden.

Die qualitativ-chemische Untersuchung ergab, daß bei der Ernährung mit Chinasäure unter allen Aërationsbedingungen keine Spur von Oxalsäure und Glykogen gebildet wurde. Was die die Fehlingsche Lösung reduzierenden Substanzen betrifft, so wurde durch eine mehrfach wiederholte Prüfung festgestellt, daß sich diese

Substanzen bei Kulturen, welche einer Sauerstoffentziehung nicht ausgesetzt waren, in keinem Entwicklungsstadium anhäufen. In der Stickstoffatmosphäre bilden dagegen viertägige Kulturen beträchtliche Mengen einer Fehlingsche Lösung unmittelbar reduzierenden Substanz, welche leider einstweilen noch nicht näher untersucht worden ist. Wenn diese Substanz ein Kohlehydrat ist (was gewiß sehr wahrscheinlich ist), so wird jeglicher prinzipielle Unterschied zwischen der anaëroben Atmung von *Aspergillus* auf Zucker und auf Chinasäure aufgehoben. Merkwürdig ist es, daß die fragliche Substanz bei Sauerstoffabschluß von den zwei Tage alten Kulturen garnicht, oder nur in minimalen Spuren gebildet wird.

Zusammenfassung der Resultate der Chinasäureserie:

1. Die anaërobe Atmung von *Aspergillus* kann auch bei der Ernährung mit Chinasäure stattfinden.

2. Ältere (viertägige) Kulturen können eine tagelang dauernde Sauerstoffentziehung ertragen, ohne daß infolgedessen der Tod eintritt. Der Gang der anaëroben Atmung ist in diesem Falle demjenigen bei den Peptonkulturen ganz ähnlich.

3. Junge (zweitägige) Kulturen werden durch die Anaërobiose schnell getötet; der größte Teil der bei Sauerstoffabschluß ausgeschiedenen CO_2 fällt auf die ersten zwei Stunden der Stickstoffperiode; doch ist auch diese Quantität sehr unbedeutend.

4. Man darf vermuten, daß bei Sauerstoffabschluß im Substrat der Chinasäurekulturen sich eine zuckerartige Substanz anhäuft; wenn dies tatsächlich der Fall sein sollte, so wäre die anaërobe Atmung auf dem Zuckersubstrat der auf dem Chinasäuresubstrat in chemischer Hinsicht sehr ähnlich.

5. Die Energie der Sauerstoffatmung älterer Kulturen wird durch Einwirkung der Sauerstoffentziehung zeitweilig stark herabgedrückt. $\frac{CO_2}{O_2}$ ist nach der Stickstoffperiode nicht sehr stark verändert und erreicht nach Verlauf einiger Zeit wieder seine ursprüngliche Größe.

III. Serie. Kohlenstoffquelle: Weinsäure.

Nährlösung: Raulinsche Flüssigkeit ohne $ZnSO_4$ und K_2SiO_3 und unter Ersatz des Zuckers durch freie Weinsäure (5 g Weinsäure in 100 ccm Flüssigkeit). Jeder Versuchskolben enthielt 50 ccm Nährlösung.

Der erste Versuch hatte nur den Zweck, einen allgemeinen Begriff von dem Gang der anaëroben Atmung und von dem Charakter der Einwirkung einer zeitweiligen Sauerstoffentziehung auf die Sauerstoffatmung zu geben. Ich will hier bemerken, daß die Formel der Weinsäure $C_4H_6O_6$ bei totaler Verbrennung in CO_2 und H_2O folgendes Volumenverhältnis verlangt:

$$2\,C_4H_6O_6 + 5\,O_2 = 6\,H_2O + 8\,CO_2$$

$$\frac{CO_2}{O_2} = \frac{8}{5} = 1{,}6.$$

Versuch 1.

Fünftägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 190 ccm. Temp. = 17—18,5°.

I. Luftperiode = 1 Stunde 15 Min.

Gasanalyse: CO_2 = 3,79%, O_2 = 17,44%, i. G. = 78,77%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1{,}54.$$

CO_2 = 7,1 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode: a) = 12 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,80%, N_2 = 99,20%.

CO_2 = 1,4 ccm bei 0° und 760 mm.

b) Weitere 24 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,05%, N_2 = 98,95%.

CO_2 = 1,9 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 8 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,02%, N_2 = 98,98%.

CO_2 = 1,9 ccm bei 0° und 760 mm.

2 Stunden im Luftstrome.

III. Luftperiode = 17 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,91%, O_2 = 19,56%, i. G. = 79,53%.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}68.$$

CO_2 = 1,7 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,0875 g.

	Atmungsenergie pro 10 Stunden		$\frac{CO_2}{O_2}$
I. Luftperiode		CO_2 = 56,8 ccm	1,54
II. Stickstoffperiode	a)	CO_2 = 1,2 „	—
„	b)	CO_2 = 0,2 „	—
„	c)	CO_2 = 0 „	—
III. Luftperiode		CO_2 = 1,0 „	0,68

Merkwürdig ist die starke Depression von $\frac{CO_2}{O_2}$ unter dem Einflusse der Anaërobiose. Folgende zwei Versuche sollen diesen Umstand, sowie den Verlauf der anaëroben Atmung ausführlicher erläutern.

Versuch 2.

Fünftägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 209 ccm.
Temp. 18—19°.

I. Luftperiode = 1 Stunde 10 Min.

Gasanalyse: CO_2 = 4,74 %, O_2 = 17,91 %, i. G. = 77,35 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1{,}89$$ [1]

CO_2 = 9,3 ccm bei 0° und 760 mm.

1½ Stunden im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode: a) = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0 %, N_2 = 100 %.

b) Weitere 17 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,77 %, N_2 = 99,23 %.

CO_2 = 1,5 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 8½ Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,78 %, N_2 = 99,22 %.

CO_2 = 1,5 ccm bei 0° und 760 mm

1½ Stunden im Luftstrome.

III. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,57 %, O_2 = 19,37 %, i. G. = 80,06 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}34$$

CO_2 = 1,1 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

IV. Luftperiode = 9 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,83 %, O_2 = 19,67 %, i. G. = 79,60 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}67$$

CO_2 = 1,6 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,1755 g.

	Atmungsenergie pro 10 Stunden		$\frac{CO_2}{O_2}$
I. Luftpertode		CO_2 = 79,7 ccm . .	1,89
II. Stickstoffperiode	a)	CO_2 = 0 „ . .	—
„	b)	CO_2 = 0,9 „ . .	—
„	c)	CO_2 = 0 „ . .	—
III Luftperiode		CO_2 = 5,5 „ . .	0,34
IV. Luftperiode		CO_2 = 1,8 „ . .	0,67

1) Es blieb unaufgeklärt, warum in diesem und im folgenden Versuche der beobachtete Wert für CO_2 den theoretisch berechneten übertrifft. Die Gasanalysen wurden wiederholt, das Resultat blieb aber unverändert.

Versuch 3.

Fünftägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 208 ccm. Temp. 17,5—19°.

I. Luftperiode = 1 Stunde 10 Min.

Gasanalyse: CO_2 = 3,90 %, O_2 = 18,32 %, i. G. = 77,67 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1{,}85$$ [1]

CO_2 = 8,0 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode a) = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0 %, N_2 = 100 %.

b) Weitere 16 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,83 %, N_2 = 99,17 %.

CO_2 = 1,6 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 8 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,92 %, N_2 = 99,08 %.

CO_2 = 1,8 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

III. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 0,38 %, O_2 = 20,08 %, i. G. = 79,54 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}47.$$

CO_2 = 0,7 ccm bei 0° und 760 mm.

6 Stunden im Luftstrome.

IV. Luftperiode = 6 Stunden.

Gasanalyse: CO_3 = 0,95 %, O_2 = 20,11 %, i. G. = 78,94 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1{,}53.$$

CO_2 = 1,9 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,2900 g.

		Atmungsenergie pro 10 Stunden	$\frac{CO_2}{O_2}$
I. Luftperiode		CO_2 = 68,6 ccm . .	1,85
II. Stickstoffperiode	a)	CO_2 = 0 „ . .	—
„	b)	CO_2 = 1,0 „ . .	—
„	c)	CO_2 = Spur . .	—
III. Luftperiode		CO_2 = 3,7 „ . .	0,47
IV. Luftperiode		CO_2 = 3,1 „ . .	1,43

Aus den beschriebenen Versuchen ist ersichtlich, daß die anaërobe Atmung von *Aspergillus* bei der Weinsäureernährung denselben Verlauf hat, wie bei Pepton- und Chinasäureernährung. Während der ersten zwei Stunden der Stickstoffperiode ist die Energie der anaëroben Atmung unmeßbar gering; der größte Teil

---

1) Siehe Anmerkung p. 584.

der ausgeschiedenen Kohlensäure fällt auf die nächstfolgenden 12 bis 15 Stunden; alsdann wird die Kohlensäureausscheidung allmählich zum Stillstand gebracht.

Wieder kommt in der Weinsäureserie die schon früher bekannt gewordene Tatsache zum Vorschein, daß das Leben auch ohne merkbare Kohlensäureausscheidung fortdauern kann. Die Energie der Sauerstoffatmung erscheint nach der Stickstoffperiode sehr abgeschwächt. Auch wird $\frac{CO_2}{O_2}$ durch die Einwirkung einer zeitweiligen Sauerstoffentziehung sehr stark herabgedrückt; nach Verlauf einiger Zeit nimmt $\frac{CO_2}{O_2}$ allmählich wieder zu, obgleich die Atmungsenergie noch schwächer wird. Dieser Umstand deutet darauf hin, daß Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffabsorbierung keine untrennbar miteinander verknüpften Prozesse sind.

Bei all den beschriebenen Versuchen der Weinsäureserie erfuhr die Energie der Sauerstoffatmung nach der Stickstoffperiode eine starke Depression, welche nach Verlauf einiger Zeit noch bedeutender wurde. Ist dies aber ein Zeichen des Absterbens? Diese Frage zu lösen erscheint umso interessanter, als die Sauerstoffatmung in den Versuchen 1 und 2 schließlich so schwach war, daß sie kaum als Energiequelle gelten konnte. In dem nächsten Versuche, welcher zur Entscheidung dieser Frage angestellt wurde, wurde die Stickstoffperiode absichtlich nur auf wenige Stunden beschränkt.

Versuch 4.

Siebentägige, fruktifizierende Kultur. Gesamtgasvolumen = 220 ccm. Temp. 17—18°.

I. Luftperiode = 50 Minuten.

Gasanalyse: CO_2 = 1,50 %, O_2 = 19,73 %, i. G. = 78,77 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,56.$$

CO_2 = 2,9 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode = 4 Stunden.

Gasanalyse: Spur von CO_2.

½ Stunde im Luftstrome.

III. Luftperiode = 2 Stunden

Gasanalyse: CO_2 = 0,90 %, O_2 = 19,43 %, i. G. = 79,67 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,60.$$

CO_2 = 1,9 ccm bei 0° und 760 mm.

2 Stunden im Luftstrome.

IV. Luftperiode = 15 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,51 %, O_2 = 19,04 %, i. G. = 79,45 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,83.$$

CO_2 = 3,2 ccm bei 0° und 760 mm.

6 Stunden im Luftstrome.

V. Luftperiode = 22 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 6,34 %, O_2 = 15,13 %, i. G. = 78,53 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,16.$$

CO_2 = 13,2 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

VI. Luftperiode = 23 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 14,57 %, O_2 = 9,27 %, i. G. = 76,16 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,36.$$

CO_2 = 30,5 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

VII. Luftperiode = 20 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 16,66 %, O_2 = 8,63 %, i. G. = 74,71 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,52.$$

CO_2 = 36,1 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,4105 g.

	Atmungsenergie pro 10 Stunden		$\frac{CO_2}{O_2}$
I.	Luftperiode	CO_2 = 34,8 ccm . .	1,56
II.	Stickstoffperiode	CO_2 = Spur . .	—
III.	Luftperiode	CO_2 = 9,5 ccm . .	0,60
IV.	„	CO_2 = 2,1 „ . .	0,83
V.	„	CO_2 = 6,0 „ . .	1,16
VI.	„	CO_2 = 16,6 „ . .	1,36
VII.	„	CO_2 = 18,1 „ . .	1,52

Die mikroskopische Untersuchung hat gezeigt, daß die Sporen des Myceliums nicht gekeimt hatten. Dieser Versuch ist sehr lehrreich. Das durch die zeitweilige Sauerstoffentziehung stark herabgedrückte Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ nimmt alsdann ganz regelmäßig zu, bis es seine ursprüngliche Größe erreicht hat, welche eine totale Verbrennung der Weinsäure andeutet. Die Energie der aëroben Kohlensäureausscheidung, welche schon während der Luftperiode II stark verringert erscheint, nimmt nachher noch mehr ab; die Atmungsenergie der Luftperiode IV scheint ein rasches Absterben anzuzeigen. Statt dessen beginnt jedoch die Atmungsenergie all-

mählich zuzunehmen. Die Vermutung, daß Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffabsorbierung zwei gesonderte Vorgänge sind, wird noch überzeugender durch folgenden Versuch bewiesen, wobei mit einer Pilzkultur experimentiert wurde, die ein sehr kräftiges Aussehen hatte, am vierten Tage nach der Aussaat ausnahmsweise noch keine Sporenbildung aufwies und eine intensive anaërobe Kohlensäureausscheidung zeigte.

Versuch 5.

Viertägige Kultur ohne Sporenbildung. Gesamtgasvolumen = 201 ccm. Temp. 18—18,5°.

I. Luftperiode = 1 Stunde 15 Min.

Gasanalyse: CO_2 = 3,54 %, O_2 = 18,22 %, i. G. = 78,24 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,52.$$

CO_2 = 6,7 ccm bei 0° und 760 mm.

2 Stunden im Stickstoffstrome.

II. Stickstoffperiode: a) = 4 Stunden 20 Min.

Gasanalyse: CO_2 = 0,31 %, N_2 = 99,69 %.

CO_2 = 0,6 ccm bei 0° und 760 mm.

b) Weitere 12 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,08 %, N_2 = 98,92 %.

CO_2 = 2,0 ccm bei 0° und 760 mm.

c) Weitere 24 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 2,80 %, N_2 = 97,20 %.

CO_2 = 5,6 ccm bei 0° und 760 mm.

d) Weitere 8 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 3,78 %, N_2 = 96,22 %.

CO_2 = 7,1 ccm bei 0° und 760 mm.

1½ Stunden im Luftstrome.

III. Luftperiode = 2 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 1,34 %, O_2 = 15,23 %, i. G. = 83,43 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,20.$$

CO_2 = 2,5 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

IV. Luftperiode = 12 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 4,97 %, O_2 = 12,65 %, i. G. = 82,38 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 0,55.$$

CO_2 = 9,4 ccm bei 0° und 760 mm.

1 Stunde im Luftstrome.

V. Luftperiode = 22 Stunden.

Gasanalyse: CO_2 = 13,93 %, O_2 = 11,58 %, i. G. = 74,49 %.

$$\frac{CO_2}{O_2} = 1,55.$$

CO_2 = 26,3 ccm bei 0° und 760 mm.

Trockengewicht des Myceliums = 0,0710 g.

Atmungsenergie pro 10 Stunden			$\frac{CO_2}{O_2}$
I. Luftperiode		$CO_2 = 53,4$ ccm . .	1,52
II. Stickstoffperiode	a)	$CO_2 = 1,2$ „ . .	—
„	b)	$CO_2 = 1,2$ „ . .	—
„	c)	$CO_2 = 1,5$ „ . .	—
„	d)	$CO_2 = 1,9$ „ . .	—
III. Luftperiode		$CO_2 = 12,5$ „ . .	0,20
IV. „		$CO_2 = 7,8$ „ . .	0,55
V. „		$CO_2 = 12,0$ „ . .	1,55

Bei diesem Versuche hat die Pilzkultur die Anaërobiose ganz gut ertragen, denn die anaërobe Kohlensäureausscheidung nahm mit der Zeit zu. Nach der Stickstoffperiode trat eine merkwürdige Erscheinung zutage: die Kohlensäureausscheidung wurde durch die zeitweilige Sauerstoffentziehung herabgedrückt, die Sauerstoffabsorbierung dagegen gesteigert. Wenn wir die Quantitäten des absorbierten Sauerstoffes während der Luftperioden I und III berechnen, so erhalten wir folgendes Resultat:

O_2 absorbiert pro 10 Stunden:

Luftperiode I $O_2 = 35,1$ ccm bei 0° und 760 mm,
„ III $O_2 = 62,5$ „ „ 0° „ 760 „

Der Verlauf der Sauerstoffatmung nach der Stickstoffperiode hat im allgemeinen denselben Charakter, wie im Versuch IV. Unmittelbar nach der Stickstoffperiode ist $\frac{CO_2}{O_2}$ gleich 0,20, was für Ernährung mit Weinsäure fast unglaublich erscheint; alsdann erreicht $\frac{CO_2}{O_2}$ nach und nach seine theoretische Größe. Die Atmungsenergie ist geringer während der Luftperiode IV, als unmittelbar nach der Stickstoffperiode; später beginnt sie wieder zuzunehmen. Die mehrfach wiederholte qualitativ-chemische Prüfung ergab in der Weinsäureserie immer dasselbe Resultat:

Oxalsäure . . . . }
Glykogen . . . . } negativ.
Fehlingsche Lösung reduzierende Stoffe }

Zusammenfassung der Resultate der Weinsäureserie:

1. Die anaërobe Atmung ist bei Ernährung mit Weinsäure möglich;

2. Bei dieser Art von Ernährung kann *Aspergillus niger* eine dauernde Sauerstoffentziehung ertragen (im Versuch V dauerte die Stickstoffperiode 48 Stunden, wonach der Pilz vollständig lebensfähig blieb).

2. Wenn auch bei Sauerstoffabschluß die Kohlensäurebildung eingestellt wird, so ist dies kein Zeichen des Todes: bei erneuertem Sauerstoffzutritt fängt der Pilz wieder an zu atmen.

3. Der Verlauf der anaëroben Atmung hat denselben Charakter, wie bei der Ernährung mit Pepton und Chinasäure.

4. Die Energie der aëroben Kohlensäureausscheidung wird infolge zeitweiliger Anaërobiose stark herabgedrückt; unmittelbar nach der Stickstoffperiode ist die Atmungsenergie jedoch immer stärker, als im Verlauf der folgenden 10—15 Stunden; alsdann beginnt sie regelmäßig wieder zuzunehmen.

5. Das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ wird durch zeitweilige Sauerstoffentziehung sehr stark verringert; alsdann nimmt $\frac{CO_2}{O_2}$ allmählich wieder zu, bis es wieder die ursprüngliche Größe erreicht.

Wenn wir nun die Resultate aller drei Versuchsserien unter einander vergleichen, so sehen wir:

1. Die anaërobe Atmung hat in all den Serien denselben Verlauf.

2. Die aërobe Kohlensäureausscheidung wird durch eine zeitweilige Sauerstoffentziehung immer unterdrückt.

3. Der Hauptunterschied zwischen den drei untersuchten Ernährungsarten besteht darin, daß $\frac{CO_2}{O_2}$ durch Einwirkung der Anaërobiose im Falle der Peptonernährung garnicht, im Falle der Chinasäureernährung unwesentlich, und im Falle der Weinsäureernährung sehr stark herabgedrückt wird.

Als Grundergebnis aller in dieser Abhandlung zusammengestellten Versuche resultiert die Schlußfolgerung:

Die anaërobe (intramolekulare) Atmung kann auf Kosten verschiedenartiger Stoffe stattfinden, welche bei

der Sauerstoffatmung verbrannt werden können. Es bleibt noch einstweilen unentschieden, welche Stoffumwandlungen in verschiedenen Fällen der anaëroben Atmung bei Abwesenheit von Zucker vorliegen; ob die sich dabei abspielenden Prozesse in keinem Zusammenhange mit der Alkoholgärung stehen, oder ob durch event. Vorbereitungsakte zunächst bei jeder Art von Ernährung Kohlehydrate entstehen, welche dann sofort vergärt werden? Wenn letzteres der Fall ist, so muß allerdings eine Anhäufung von Nebenstoffen stattfinden, welche bei der Alkoholgärung der Hefe nicht auftreten. Die Bearbeitung dieser Fragen möchte ich mir vorbehalten; die Resultate einer solchen Untersuchung werden jedoch gewiß ohne Einfluß bleiben auf die folgende zweite Schlußfolgerung:

Die Anschauung von dem genetischen Zusammenhange der Sauerstoffatmung mit der anaëroben Atmung wird noch dadurch bekräftigt, daß die anaërobe Atmung, ebenso wie die normale, bei verschiedener Art von Ernährung möglich ist.

Wenn man annimmt, daß der genannte genetische Zusammenhang wirklich besteht, und daß ferner Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffabsorbierung bei der normalen Atmung zwei gesonderte Erscheinungen sind (nach dem oben dargelegten ist auch diese Vermutung sehr wahrscheinlich), so liegt der Gedanke nahe, daß die biologische Bedeutung der anaëroben Atmung von den Pflanzenphysiologen meistenteils übertrieben wurde. Einerseits ersieht man aus obiger Darstellung, daß das Leben auch bei erloschener Kohlensäureausscheidung nicht unbedingt aufhört, anderseits ist von biologischer Seite der Umstand kaum begreiflich, daß auch solche Organismen zur anaëroben Atmung befähigt sind, welche in mehreren Generationen unter vollkommen guten Aërationsbedingungen gelebt hatten. Es wäre darum die Annahme nicht ganz unwahrscheinlich gewesen, daß die „anaërobe" Atmung nichts anderes ist, als ein unvermeidlicher Rest von bei Luftzutritt sich abspielenden respiratorischen Vorgängen. Es ist mir tatsächlich gelungen, aus Pilzkulturen, welche fortwährend unter den günstigsten Aërationsbedingungen erzogen wurden, ein Agens zu erhalten, das auch bei Sauerstoffabschluß Kohlensäureproduktion bewirkt. Näheres darüber findet man in meiner Abhandlung „Über Atmungsenzyme der Schimmelpilze"[1]).

1) Kostytschew, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1904, Bd. XXII, p. 207.

Zum Schluß erfülle ich die angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. W. Palladin, in dessen Laboratorium diese Arbeit ausgeführt worden ist, für das beständige Interesse und die liebenswürdige Überlassung aller mir nötigen Gegenstände meinen innigsten Dank auszusprechen.

St. Petersburg, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität.

Der Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. I.

Von

Alexander Artari.

Mit 2 Textfiguren.

In einer Reihe von Mitteilungen, die ich in den „Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou“ und in den „Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch.“ veröffentlicht habe, berichtete ich über die Resultate meiner Versuche: Über den Nährwert verschiedener organischer Stoffe für grüne Algen. In der Arbeit, die im Dezember 1902 in russischer Sprache unter dem Titel: „Zur Frage über die Wirkung des Mediums auf die Form und Entwicklung der Algen“ erschien, stellte ich alle von mir gemachten Versuche mit den daraus gezogenen Schlüssen zusammen.

In vorliegender Abhandlung beabsichtige ich einige neue, nach ähnlicher Richtung unternommene Versuche mitzuteilen. Dieselben berühren die Frage, welchen Einfluß verschiedene Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung der Algen haben. Ich wollte etwas näher das verschiedene Verhalten von mir untersuchter Algen zu dem gegebenen Faktor bestimmen und Konzentrationsgrenzen für die Entwicklung für jede derselben feststellen.

Es ist allgemein bekannt, daß die verschiedenen Organismen sich außerordentlich verschieden zu den Konzentrationen der Nährsubstrate verhalten. „Die Pflanzen sind aber in sehr ungleichem Maße befähigt, auf osmotisch wirksamen Lösungen zu gedeihen“ (Pfeffer). Dank zahlreicher Untersuchungen sind in dieser Beziehung besonders interessante Tatsachen in bezug auf die Pilze festgestellt worden. So zeichnen sich viele Schimmelpilze durch ihre Fähigkeit aus, sowohl in ganz schwachen als auch in sehr starken Konzentrationen sich zu entwickeln.

Auf die Grenzen der Konzentrationen wurde besonders von Eschenhagen und neuerdings auch von Klebs die Aufmerksamkeit gelenkt. Was die Süßwasseralgen anbetrifft, so ist zuerst von Famintzin gezeigt worden, daß gewisse Algen imstande sind, sich in viel höheren Konzentrationen von Salzlösungen als die phanerogamen Pflanzen zu entwickeln. Flüchtig berührte ich auch diese Frage in meiner Arbeit über Protococcoideen, und es beschäftigte sich mit derselben besonders noch Richter. Krüger untersuchte den Einfluß der Konzentrationen der organischen Lösungen und einiger anorganischer Salze auf das Wachstum von *Chlorella protothecoides* und *Chlorothecium saccharophilum*, Bokorny studierte die unteren Konzentrationsgrenzen für das Wachstum von *Mesocarpus* und *Spirogyra*, und Matruchot und Molliard haben einige Tatsachen speziell in bezug auf *Stichococcus bacillaris* in dieser Beziehung festgestellt.

Die folgenden Untersuchungen sind teils im vorigen, teils in diesem Jahre angestellt worden[1]).

I. Versuche mit *Stichococcus bacillaris*.

A. Schwache Konzentrationen.

1. Versuchsreihe.

Für diese Versuchsreihe wurde eine Nährlösung von folgender Zusammensetzung verwertet:

NH_4NO_3	10 g,
Glukose	20 g,
KH_2PO_4	3 g,
$MgSO_4$	1 g,
$CaCl_2$	0,5 g,
$FeCl_3$	Spur,
H_2O	1000 ccm.

Reaktion der Nährlösung schwach sauer.

Diese Nährlösung soll weiterhin die Bezeichnung 1 führen. Die Konzentrationen werden dann so gewählt, daß a) auf 50 Teile der Nährlösung 50 Teile destill. Wassers kamen (Bezeichnung $^1/_2$),

1) Der Inhalt dieser Arbeit wurde teilweise mit Demonstrationen in der botan. Abteilung der Kaiserl. Ges. von Freunden der Naturkunde in Moskau im Frühling 1903 mitgeteilt.

ferner b) auf 25 Teile Nährlösung 75 Teile Wasser ($^1/_4$), c) auf 12,5 Teile Nährlösung 87,5 Teile Wasser ($^1/_8$) und weiter d) auf 6,25 Teile Nährlösung 93,75 Teile Wasser ($^1/_{16}$).

Die Algen wurden in niedrigen Erlenmeyerschen Kölbchen von 200 ccm Inhalt kultiviert. Für jede Konzentration und für jede Lichtbedingung dienten je 5 Kolben. Die Nährflüssigkeit wurde in der Quantität von etwa 50 ccm eingegossen. Nach der Sterilisation wurde dieselbe durch eine Pipette mit einem Tropfen der entsprechenden Algenkultur infiziert, sodaß das verimpfte Material nicht oder kaum wahrnehmbar war. Vorher wurde die Algenkultur, die als Ausgangsmaterial diente, sorgfältig zum Zweck gleichmäßiger Verteilung geschüttelt.

Die Kulturen wurden im Dunkeln und am Lichte unter CO_2-Zutritt gehalten.

Das Impfmaterial stammte aus einer 28 Tage alten Kultur. Zimmertemperatur (15—19° C.). Versuchsdauer: 30 Tage.

Nach dem Schlusse dieser Versuchsreihe ergaben sich folgende Resultate in bezug auf die entwickelte Algenmasse:

1. (Unverdünnte Nährlösung.)

a) Im Lichte. Eine große Menge. Jeder Kolbenboden war mit einer ziemlich dicken Algenschicht bedeckt.

b) Im Dunkeln. Eine ziemlich große bis große Menge. Algenmasse hellgrün bis lebhaft grün.

$^1/_2$.

a) Im Lichte. Eine ziemlich große bis große Menge (fast ebenso viel wie in 1).

b) Im Dunkeln. Eine ziemlich große bis große Menge. Algenmasse hellgrün bis lebhaft grün.

$^1/_4$.

a) Im Lichte. Eine ziemlich große Menge (weniger als in 1 und $^1/_2$).

b) Im Dunkeln. Eine mäßige Menge. Algenmasse hell- bis lebhaft grün.

$^1/_8$.

a) Im Lichte. Eine kleine bis mäßige Menge.

b) Im Dunkeln. Eine sehr kleine Menge. Algenmasse hellgrün.

$^1/_{16}$.

a) Im Lichte. Eine sehr kleine Menge.

b) Im Dunkeln. Kaum merkliche Entwicklung.

2. Versuchsreihe.

Das Impfmaterial wurde einer 35 Tage alten Kultur entnommen.

Die Kulturkölbchen standen im Lichte. Zimmertemperatur. Anfang der Versuche: 19. IV. 03. Schluß: 2. VI. 03.

Die Versuchsresultate waren die folgenden:

1.

26. IV. (7 Tage nach der Impfung.) Kaum merkliche Entwicklung.

3. V. (14 Tage n. d. Impf.) Eine mäßige Menge. Der Boden in jedem Kölbchen war von einer ganz dünnen Algenschicht bedeckt.

10. V. (21 Tage n. d. Impf.) Eine ziemlich große Menge.

17. V. (28 Tage n. d. Impf.) Eine große Menge. Der Boden in jedem Kulturkölbchen war von einer ziemlich dicken Algenschicht bedeckt.

2. VI. (44 Tage n. d. Impf.) Eine große Menge. Algenmasse gelbgrün.

$^1/_2$.

26. IV. Kaum merkliche Entwicklung.

3. V. Eine mäßige Menge (ungefähr soviel wie in 1 vom 3. V.).

10. V. Eine ziemlich große Menge.

17. V. Eine große Menge.

2. VI. Eine große Menge (etwas weniger als in 1).

$^1/_4$.

26. IV. Keine merkliche Entwlcklung.

3. V. Eine geringe Menge (der Boden in jedem Kölbchen erschien ganz schwach grün).

10. V. Eine mäßige Menge. Bedeutend weniger als in $^1/_2$ vom 10. V.

17. V. Eine ziemlich große oder große Menge.

2. VI. Eine ziemlich große oder große Menge (doch weniger als in 1 und $^1/_2$).

$^1/_8$.

26. IV. Keine merkliche Entwicklung.

3. V. Kaum merkliche Entwicklung.

10. V. Eine sehr kleine Menge.

17. V. Eine kleine Menge und in einigen Kölbchen eine mäßige Menge.

2. VI. Eine mäßige Menge.

$^1/_{16}$.

26. IV. Keine merkliche Entwicklung.
3. V. Dasselbe Resultat.
10. V. Kaum merkliche Entwicklung.
17. V. Eine sehr kleine Menge.
2. VI. Eine mäßige Menge.

$^1/_{32}$.

26. VI. Keine merkliche Entwicklung.
3. V. Dasselbe Resultat.
10. V. Dasselbe Resultat.
17. V. Kaum merkliche Entwicklung.
2. VI. Eine sehr kleine Menge.

3. Versuchsreihe.

Die Nährlösung und Verdünnung wie früher. Das Material wurde einer 28 Tage alten Kultur entnommen. Zimmertemperatur. Die Kulturkölbchen standen am Lichte. Versuchsdauer: 24 Tage.

Da ich etwas genauer den Grad der Entwicklung bestimmen wollte, so habe ich den Versuch gemacht, nach Schluß der Experimente die Zahl der entwickelten Zellen mit Hilfe der sog. Zählkammer, wie es bei Hefestudien Gebrauch ist, zu berechnen. Die mehrfachen Proben, entnommen nach sorgfältigem Schütteln, um für gleichmäßige Verteilung zu sorgen, können Resultate bis zu einem gewissen Grade der Genauigkeit geben. Die Zellenverbände, die sich manchmal in den Quadraten vorfinden, wurden nach der Zahl der Zellen in Rechnung genommen.

Nach dem Schlusse dieser Versuchsreihe ergaben sich folgende Resultate:

1.

28 800 000—29 200 000 Zellen in 1 ccm.

$^1/_2$.

24 600 000—26 000 000 Zellen in 1 ccm.

$^1/_4$.

18 000 000—19 400 000 Zellen in 1 ccm.

$^1/_8$.

9 200 000—10 400 000 Zellen in 1 ccm.

$^1/_{16}$.

3 600 000—6 400 000 Zellen in 1 ccm.

B. Starke Konzentrationen.

Ich gehe jetzt zu den Versuchen über, die zum Ziele hatten, die oberen Konzentrationsgrenzen für die Entwicklung festzustellen. In diesen Versuchen wurde eine Grundnährlösung von konstanter Zusammenstellung (mit einer Stickstoffquelle und den nötigen anorganischen Salzen) verwendet. Diese Nährflüssigkeit versetzte ich mit verschiedenen Quantitäten von Zucker; in einigen Versuchen mit Glukose, in anderen mit Rohrzucker. Da beide Stoffe von hohem Nährwert sind, so ließ sich hieraus, und auch aus den Ergebnissen früherer Untersuchungen mit anderen Organismen, schon eine Vermutung über die Wachstumsfähigkeit von *Stichococcus bacillaris* in starken Zuckerkonzentrationen ableiten. Jedenfalls schien es interessant, zu prüfen, welche Wirkung verschiedene Zuckerkonzentrationen auf das Wachstum der genannten Alge ausüben.

I.

Einfluß verschiedener Konzentrationen der Glukose auf die Entwicklung.

Die Grundnährlösung hatte folgende Zusammenstellung:

NH_4NO_3	1 g,
KH_2PO_4	0,2 g,
$MgSO_4$	0,1 g,
$CaCl_2$	0,025 g,
$FeSO_4$	Spur,
H_2O	100 ccm.

Auf je 100 Teile dieser Grundnährlösung wurden an Glukose nachstehende Quantitäten zugesetzt:

0, 2, 5, 10, 15, 20, 25 und 30 g.

1. Versuchsreihe.

Das Impfmaterial entnahm ich in diesem Falle einer 29 Tage alten Lichtkultur. Die Kulturkölbchen standen am Lichte. Zimmertemperatur. Versuchsdauer: 34 Tage.

Am Schlusse dieser Versuchsreihe war bezüglich der Mengen der entwickelten Algen folgendes festzustellen:

0 g Glukose: Eine kleine Menge.

2 g Glukose: Eine große Menge.

5 g Glukose: Eine große Menge.

10 g Glukose: Eine ziemlich große und in einigen Kölbchen eine große Menge.

15 g Glukose: Eine mäßige bis ziemlich große Menge.

20 g Glukose: Anfangs ganz langsame Entwicklung. Schließlich eine kleine bis mäßige Menge. Algenmasse lebhaft grün. Die Algenzellen hell- bis lebhaft grün, lang (5—8—10 mal so lang wie dick), in Ketten verbunden. Meistens normale, scharf von dem Protoplasma abgegrenzte, manchmal körnige und schwach hervortretende Chromatophoren.

25 g Glukose: Eine sehr kleine Menge. Algenmasse hellgrün.

30 g Glukose: Keine merkliche Entwicklung.

2. Versuchsreihe.

Das Algenmaterial wurde 30 Tage alten Lichtkulturen entnommen, und zwar für schwache Konzentrationen (bis 10 %) aus einer 2 % Glukosekultur, für starke (von 10 % ab) aus einer 10 % Glukosekultur. Die Kulturkölbchen standen am Lichte. Zimmertemperatur. Versuchsdauer: 50 Tage.

Es ergaben sich folgende Entwicklungsresultate:

0 %.

Eine kleine Menge. Der Boden der Kulturkölbchen schwach grün, in der Mitte ein dunkler Fleck.

0,5 %.

Eine große Menge. Der Boden dicht grün, mit zentralem dunklem Fleck. Die Zellen kurz, einzeln oder paarweise miteinander verbunden.

1 %.

Eine große Menge. Etwas mehr als in 0,5 % Lösung.

2 %.

Eine große Menge. Beinahe ebensoviel wie in 1 % Lösung.

4 %.

Eine große Menge.

5 %.

Eine große Menge. Beinahe ebensoviel wie in 2 % und 4 % Lösungen. Zellen länger, einzeln oder zu 2—4 miteinander verbunden. Algenmasse lebhaft grün.

10 %.

Anfangs ist das Wachstum langsamer als in schwächeren Lösungen; schließlich eine große Menge, doch etwas weniger als in 5 % Lösung.

15 %.

Anfangs langsame Entwicklung; schließlich eine ziemlich große Menge. Algenmasse lebhaft grün.

20 %.

Anfangs sehr langsame Entwicklung; schließlich eine kleine bis eine mäßige Menge. Bedeutend weniger als in 15 % Lösung, aber mehr als in zuckerfreier Lösung. Algenmasse lebhaft grün, Klumpen bildend.

25 %.

Kaum merkliche Entwicklung.

II.

Einfluß verschiedener Konzentrationen des Rohrzuckers auf die Entwicklung.

Die Grundnährlösung war von folgender Zusammensetzung:

$NaNO_3$	1 %,
K_2HPO_4	0,2 %,
$MgSO_4$	0,05 %,
$CaCl_2$	0,025 %,
$FeSO_4$	Spur,
H_2O	100 ccm.

Der Niederschlag wurde abfiltriert. Die Reaktion der Nährlösung sehr schwach alkalisch. Auf je 100 Teile dieser Grundnährlösung wurde der Rohrzucker in folgenden Quantitäten hinzugefügt:

2, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 und 48 g.

Das Impfmaterial stammte aus 30 Tage alten Kulturen. Es wurde für schwache Lösungen (bis 15 %) aus einer 1 % Glukosekultur, für starke Lösungen (von 15 % ab) aus einer 10 % Glukosekultur entnommen.

Die Kulturkölbchen standen am Lichte. Zimmertemperatur. Anfang des Versuches: 19. III. 04. Schluß: 4. V. 04. Die Versuchsresultate waren die folgenden[1]):

2 %.

Eine große Menge schon nach 21 Tagen nach der Impfung.

5 %.

Dasselbe Resultat.

10 %.

Eine große Menge. Die Entwicklung geht etwas langsamer vor sich.

15 %.

Eine ziemlich große Menge. Entwicklung noch langsamer.

20 %.

Eine ziemlich große Menge. Anfangs ziemlich langsame Entwicklung.

25 %.

Anfangs sehr schwache Entwicklung. Endlich eine mäßige bis ziemlich große Menge.

30 %.

1. IV. (13 Tage n. d. Impf.). Sehr schwache, aber merkliche Entwicklung.

8. IV. (20 Tage n. d. Impf.). Eine geringe Menge.

22. IV. (34 Tage n. d. Impf.). Eine mäßige Menge.

4. V. (46 Tage n. d. Impf.). Eine mäßige und in einigen Kulturkölbchen ziemlich große Entwicklung. Der Boden der Kölbchen ist mit lebhaft grünen Algenklumpen bedeckt. Weniger als in 25 % Lösung.

35 %.

1. IV. Kaum merkliche Entwicklung.

8. IV. Eine geringe Menge. Der Boden ist hie und da mit einer ganz dünnen Algenschicht bedeckt.

22. IV. Eine geringe und in einigen Kölbchen eine mäßige Menge.

4. V. Eine mäßige Entwicklung. Etwas weniger als in 30 % Lösung.

---

1) Bei der Prüfung einiger Kölbchen mit Nährlösungen nach vorsichtiger Sterilisation wurde keine Invertierung konstatiert. In zwei bis drei Kölbchen aber, wo keine Algen sich entwickelt hatten, wurde Invertzucker gefunden.

40 %.

1. IV. Keine merkliche Entwicklung.

8. IV. Schwache, aber merkliche Entwicklung.

15. IV. Eine sehr geringe Menge. Der Boden in den Kulturkölbchen ist hie und da mit lebhaft grünen Algenklumpen bedeckt.

22. IV. Eine geringe Menge.

4. V. Eine geringe bis mäßige Menge. Zellen lang, manchmal sehr lang (bis 10—12 mal so lang als dick), gerade oder gebogen, einzeln oder zu 2—4—6 und mehr miteinander verbunden, Ketten bildend. Die Chromatophoren schwach grün, normal, zuweilen körnig, sehr oft schwach von dem Protoplasma abgegrenzt. Das Pigment tritt oft nur an einem Ende der Zelle auf, während der übrige Teil farblos bleibt. Algenmasse hellgrün, Klumpen bildend.

45 %.

1. IV. Keine merkliche Entwicklung.

8. IV. Kaum merkliche Entwicklung.

15. IV. Eine sehr geringe Menge.

22. IV. Eine sehr geringe Menge.

4. V. Eine geringe Menge. Die Zellen sehen aus, wie in 40 % Lösung. Öfter anormale Gestalt. Im allgemeinen sind sie schwächer gefärbt.

48 %.

15. IV. Keine merkliche Entwicklung.

22. IV. Kaum merkliche Entwicklung.

4. V. Eine sehr geringe Menge.

II. Versuche mit Gonidien von *Xanthoria parietina*.

A. Schwache Konzentrationen.

1. Versuchsreihe.

Versuchsanordnung siehe *Stich. bacill.* Die Nährlösung war wie folgt zusammengesetzt:

Pepton „Witte" . .	10 g,
Glukose	20 g,
KH_2PO_4	3 g,
$MgSO_4$	1 g,
$CaCl_2$	0,5 g,
$FeCl_3$	Spur,
H_2O	1000 ccm.

Diese Nährlösung wurde in denselben Verdünnungen angewendet, wie in den Versuchen mit *Stich. bacillaris.* Die Kulturen standen bei Zimmertemperatur im Lichte und im Dunkeln. Übergeimpft wurde aus einer etwa $1^1/_2$ Monate alten Lichtkultur.

Anfang der Versuche: 22. II. 03. Schluß: 2. IV. 03. Am Schlusse dieser Versuchsreihe waren die folgenden Resultate zu konstatieren:

1. (Unverdünnte Nährlösung).

α. Am Licht. Eine große Menge. Der Kolbenboden war mit einer ziemlich dicken Algenschicht bedeckt.

β. Im Dunkeln. Dasselbe Resultat.

$^1/_2$.

α. Am Licht. Eine große Menge (etwas weniger als in 1).

β. Im Dunkeln. Eine ziemlich große Menge (bedeutend weniger als in 1).

$^1/_4$.

α. Am Licht. Eine mäßige Menge.

β. Im Dunkeln. Eine mäßige Menge.

$^1/_8$.

α. Am Licht. Eine kleine bis mäßige Menge.

β. Im Dunkeln. Eine kleine Menge.

$^1/_{16}$.

α. Am Licht. Eine sehr kleine Menge.

β. Im Dunkeln. Kaum merkliche Entwicklung[1]).

2. Versuchsreihe.

Diese Versuchsreihe, die unter fast gleichen Bedingungen, wie die erste angestellt wurde, ergab ähnliche Resultate.

3. Versuchsreihe.

Das Impfmaterial lieferte eine etwa $1^1/_2$ Monate alte Kultur. Licht. Zimmertemperatur. Zusammenstellung der Nährlösung wie früher (1. Versuchsreihe).

Anfang der Versuche: 1. XII. 03.

---

1) Nach 9 Monaten (die Kulturen waren gelb und sahen anormal aus) waren die Quantitätsverhältnisse bei verschiedenen Konzentrationen fast nicht geändert.

Resultate:

1.

15. XII. (14 Tage n. d. Impf.). Eine kleine Menge. Der Kolbenboden schwach grünlich. Hie und da dunklere Klümpchen.

22. XII. (21 Tage n. d. Impf.). Eine mäßige Menge. Der Boden der Kulturkölbchen ist mit einer dünnen Algenschicht bedeckt. In der Mitte ist die Schicht dicker.

29. XII. (28 Tage n. d. Impf.). Eine große Menge. Der Boden der Kulturkölbchen ist mit einer ziemlich dicken Algenschicht bedeckt. 4600000 bis 4800000 Zellen in 1 ccm.

$^1/_2$.

15. XII. Eine kleine Menge. Etwas weniger als in 1. Keine Klümpchen.

22. XII. Eine mäßige Menge. Weniger als in 1 von 22. XII.

29. XII. Weniger als in 1. Der Boden ist mit einer dünnen Algenschicht ganz bedeckt. Hie und da Klümpchen. 3400000 bis 3800000 Zellen in 1 ccm.

$^1/_4$.

15. XII. Eine sehr kleine Menge. Der Boden der Kulturkölbchen nur hie und da schwach grünlich.

22. XII. Eine kleine Menge. Der Boden ist teilweise mit einer dünnen Algenschicht bedeckt.

29. XII. Eine mäßige Menge. Dünne Algenschicht, in der Mitte etwas dicker. 2350000 bis 2800000 Zellen in 1 ccm.

$^1/_8$.

15. XII. Kaum merkliche Entwicklung.

22. XII. Eine sehr kleine Menge.

29. XII. Eine kleine und in einigen Kölbchen eine mäßige Menge (weniger als in $^1/_4$). 1680000 bis 1760000 Zellen in 1 ccm.

$^1/_{16}$.

15. XII. Keine merkliche Entwicklung.

22. XII. Kaum merkliche Entwicklung.

29. XII. Eine sehr kleine bis kleine Menge. 1120000 bis 1280000 Zellen in 1 ccm.

B. Starke Konzentrationen.

Die Kulturversuche mit starken Zuckerkonzentrationen zeigten, daß die Flechtengonidien unter diesen Bedingungen in ihrem Verhalten dem *Stichococcus bacillaris* ziemlich nahe standen. Die

Gonidien sind befähigt, auch in starken Glukose- und Rohrzuckerlösungen zu wachsen. Die obere Konzentrationsgrenze von Glukoselösungen für das Wachstum liegt bei etwa 18—20%, diejenige von Rohrzuckerlösungen bei 38—40%. Mit der Erhöhung der Konzentration, von 4—5% Glukose oder 8—10% Rohrzucker an, wird das Wachstum allmählich langsamer und schwächer.

III. Versuche mit *Scenedesmus caudatus.*

1. Versuchsreihe.

Versuchsanordnung wie bei *Stichococcus bacillaris.* Die Nährlösung war von folgender Zusammensetzung:

NH_4NO_3	5 g,
Glukose	10 g,
K_2HPO_4	2 g,
$MgSO_4$	1 g,
$CaCl_2$	0,5 g,
$FeSO_4$	Spur,
H_2O	1000.

Durch Zusatz von kohlensaurem Natron wurde die Lösung deutlich schwach alkalisch gemacht. Der Verdünnungsmodus wie bei *Stichococcus* und den Gonidien von *Xanthoria.* Die Kulturkölbchen standen am Lichte. Zimmertemperatur. Das Impfmaterial entnahm ich einer 28 Tage alten Kultur. Versuchsdauer: 32 Tage.

Die Versuche ergaben als Resultate:

1.

Eine kleine Menge. Algenmasse blaßgrün.

$^1/_2$.

Eine kleine Menge. Algenmasse blaßgrün.

$^1/_4$.

Eine kleine bis mäßige Menge. Algenmasse blaß- oder hellgrün.

$^1/_8$.

Eine mäßige Menge. Algenmasse hellgrün bis lebhaft grün.

$^1/_{16}$.

Eine ziemlich große bis große Menge. Algenmasse lebhaft grün bis dunkelgrün.

Diese Versuche wurden in gleicher Weise nochmals wiederholt, und der Erfolg waren ähnliche Resultate.

Resultate.

Zum Schluß möchte ich in folgendem die wichtigsten Versuchsresultate zusammenfassen.

1. *Stichococcus bacillaris.*

In bezug auf *Stichococcus bacillaris* wurde festgestellt, daß diese Alge sowohl in ganz schwachen. als auch in sehr starken Konzentrationen der Nährlösungen sich zu entwickeln vermag. Die schnellste und üppigste Entwicklung findet in relativ starken Lösungen statt, die 0,5—1 % der Stickstoffquelle (Ammoniumnitrat) und 1—2 % der Glukose oder des Rohrzuckers enthalten; in schwächeren Lösungen (0,25 - 0,125 % der Stickstoffquelle und 0,5 — 0,25 % des Zuckers) geht die Entwicklung etwas langsamer vor sich, doch kann die Algenquantität in diesem Falle mit der Zeit mit derjenigen auf höheren Konzentrationen ein gleiches Niveau erreichen. In sehr schwachen Lösungen ($^1/_{16}$ und $^1/_{32}$) endlich wächst die Alge sehr langsam und sehr schwach.

Daraus folgen einige praktische Winke für die Kultur dieser Alge. Wenn man schnell massenhafte Kulturen von *Stichococcus bacillaris* nötig hat, so wähle man stärkere Konzentrationen, am besten Nährlösungen, die 0,5—1 % der N-Verbindung und 1—2 % an Glukose enthalten; sofern aber *Stich. bacill.* in lebens- und entwicklungsfähigem Zustande nur weiter kultiviert werden soll, so sind schwächere Lösungen (am besten $^1/_4$) vorzuziehen. In schwächeren Lösungen tritt bei dieser Alge nicht so schnell ein Wachstumsrückgang ein, und es ist unnötig, öfters überzuimpfen.

In sehr starken Zuckerlösungen, die über 5 % Glukose oder 10 % Rohrzucker enthalten, wird die Entwicklung allmählich langsamer, in Lösungen, die 15 % Glukose und 25 % Rohrzucker und höheren Zuckergehalt aufweisen, geht die Entwicklung sehr langsam vor sich; sie hört am Lichte etwa bei 25 % Glukosegehalt und 48 % Rohrzuckergehalt auf. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß eine 25 %-Glukoselösung mit einer 47,5 %-Rohrzuckerlösung isosmotisch ist.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei weiteren Versuchen sich eine noch höhere Akkommodationsfähigkeit herausstellt.

Aus den oben beschriebenen Versuchen geht hervor, daß die Konzentration des Außenmediums einen bedeutenden Einfluß nicht nur auf die Wachstumsschnelligkeit ausübt, sondern ein solcher Einfluß zeigt sich auch, wenn man die Zahl der entwickelten Zellen, die Algenmasse, näher in das Auge faßt.

Wenn wir die obere Konzentrationsgrenze für die Entwicklung des *Stichococcus bacillaris* mit derjenigen anderer Organismen vergleichen, so erhalten wir folgende Übersicht:

	Glukose	Rohrzucker
Stichococcus bacillaris	25 %	48 %
Gonidien aus *Xanth. pariet.*	20 „	40 „
Chlorothecium saccharophilum (nach Krüger)	30 „	30 „
Chlorella protothecoides (n. Krüger) . . .	20 „	20 „
Prototheca Zopfii (n. Krüger)	30 „	30 „
Hormodendron Hordei (n. Bruhne) . . .	85 „	110 „
Aspergillus niger (nach Eschenhagen) . .	53 „	—
Botrytis cinerea (n. Eschenhagen)	51 „	—
Penicillium glaucum (n. Eschenhagen) . .	55 „	—
Eurotium repens (n. Klebs)	95 „	100 „

Merkwürdig ist die Fähigkeit dieser Alge, sich starken Konzentrationen von Zuckerlösungen anzupassen. Die Alge ist imstande, sich weiter zu entwickeln, wenn sie aus einer 2%-Glukosekultur plötzlich in 10, 15 und sogar 20%-Lösung übertragen wird. Je stärker die Konzentration ist, desto langsamer wird allerdings die Entwicklung. Manchmal entwickelt sich die Alge bei solchen plötzlichen Übertragungen nicht weiter. Es ist sehr wahrscheinlich, daß *Stichococcus bacillaris*, ähnlich einigen anderen Organismen, schon in der Natur an solche extremen Wachstumsbedingungen angepaßt wurde. *Stichococcus* kommt in der Natur unter ziemlich verschiedenen Lebensbedingungen vor. In starken Lösungen anorganischer Salze findet im Gegenteil die Anpassung schwer und allmählich statt. Es wurde schon von Richter auf die Notwendigkeit einer allmählichen Anpassung dieser Alge an starke Konzentrationen des Kochsalzes hingewiesen. In meinen Versuchen entwickelte die Alge sich nicht, sobald sie aus starken Zuckerlösungen in osmotisch gleich wirkende Lösungen von $NaCl$ und $NaNO_3$ übertragen wurde. Wahrscheinlich muß man von ganz schwachen Lösungen dieser Salze ausgehen, um in stärkeren Konzentrationen derselben ein Wachstum der Alge zu erzielen.

Ich gehe jetzt zur Frage nach dem Einfluß des Zuckers auf die Entwicklung der genannten Alge über. Wie aus den oben beschriebenen Versuchen (siehe die Versuche mit starken Glukoselösungen) ersichtlich ist, geht die Entwicklung von *Stichococcus bacillaris* ohne Zucker bedeutend schwächer vor sich. Mit Hilfe der Zählkammer gelang es mir, den Einfluß der Glukose auf das

Wachstum noch in zwei speziellen Versuchen genau zu bestimmen. Es entwickelten sich, 31 Tage nach der Impfung, unter sonst gleichen Bedingungen (in runden Zahlen)

a) mit 2 % Glukose: 21 000 000—24 000 000 Zellen,
b) ohne Glukose: 9 000 000—10 000 000 Zellen in 1 ccm.

In einem anderen Versuche im Laufe von 21 Tagen:

a) mit 0,5 % Glukose: 18 000 000—19 000 000 Zellen,
b) ohne Glukose: 7 200 000— 8 000 000 Zellen in 1 ccm[1]).

Die Versuchsresultate am Lichte und im Dunkeln sind, nach der Untersuchung mit bloßem Auge, ziemlich gleiche. Von einigen Versuchen, die speziell angestellt wurden, um den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung genauer zu bestimmen, sei nur einer als Beispiel angeführt.

Die Nährlösung war von folgender Zusammensetzung: NH_4NO_3 (1 %) + Glukose (2 %) + nötige anorg. Salze. Versuchsdauer: 31 Tage. Es entwickelten sich im Mittel:

a) im Dunkeln: 17 000 000—19 000 000 Zellen,
b) am Lichte: 21 000 000—24 000 000 Zellen in 1 ccm.

Verhältnis: 4 : 5.

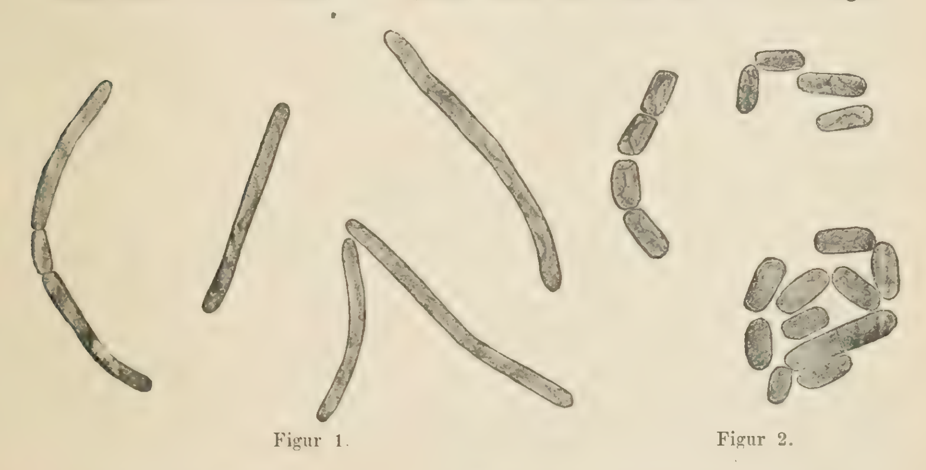
Bei Verwendung schwacher Lösungen (1/8 und 1/16) übertreffen an Wachstumsintensität die Lichtkulturen die Dunkelkulturen bedeutend (siehe 1. Versuchsreihe mit verdünnten Lösungen). Für Dunkelkulturen liegt auch die obere Konzentrationsgrenze für das Wachstum, sowohl bei Glukosen als bei Rohrzucker, einige Prozente tiefer.

Höchst interessant ist die Wirkung starker Zuckerlösungen auf die Gestalt der Zelle. In sehr starken Lösungen (mit einem Gehalt von 10 % Glukose oder 20 % Rohrzucker beginnend) sind die Zellen besonders lang gestreckt, dabei werden dieselben 5—8—10 und sogar 12 mal so lang wie dick (2,5—3 μ dick, 7—36 μ lang). Die Zellen sind öfter gekrümmt und bilden mehr oder weniger lange Ketten, indem sie sich zu 2—3—4 und mehr miteinander verbinden (Fig. 1). Die Zellen, welche in schwachen Lösungen wachsen, sind kurz und relativ dick; entweder ebenso lang wie dick oder 2—4-mal so lang wie dick (3—3,5 μ dick, 5—12,5 μ lang; Fig. 2), einzeln oder meistens zu 2 miteinander verbunden.

Zellen, die aus starken Lösungen in schwache übertragen werden, sterben teilweise ab; die übrigen werden gewöhnlich dicker

1) Nach Matruchot und Molliard begünstigt 0,03 % Glukose die Entwicklung dieser Alge. Es zeigte sich bei meinen Versuchen, daß schon 0,005 % Glukose das Wachstum bedeutend fördert.

und teilen sich sehr bald in kurze Glieder. So wurde zB. aus einer 40proz. Rohrzuckerkultur je ein paar Tropfen in 2proz. Glukoselösung übergetragen. Nach 20 Tagen wurde der Boden der Kulturkölbchen ganz grün. Die Zellen waren kurz (2—4mal so lang als dick), einzeln oder zu zweien verbunden. In starken Lösungen wird also die Zellteilung verlangsamt, und die Folge ist ein Längerwerden der Zellen. Die Zellkrümmungen und ähnliche kettenförmige Bildungen, aber mit viel kürzeren Gliedern, hat Richter ebenfalls in starken Kochsalzlösungen beobachtet. Die Wirkung des Zuckers steht demnach im Gegensatz zur Wirkung starker Kochsalzlösungen. Kochsalz beschleunigt nach Richter die Teilung, es entstehen hierdurch kurze Zellen . . . „daß durch Chlornatrium die Teilungs-



Figur 1. Figur 2.

vorgänge beschleunigt werden, das Wachstum aber sich verlangsamt" (Richter, 48). Inwieweit in diesem Falle eine spezifische Wirkung des Stoffes eine Rolle spielt, muß späteren Untersuchungen überlassen bleiben.

Jedenfalls ist die Plastitität in der Gestaltung der Zelle bei *Stichococcus* ziemlich bedeutend. Bemerkenswert erscheint, daß die kurzen Zellen, welche bei der Kultur der Alge gewöhnlich in schwachen Lösungen auftreten, diagnostisch dem *Stichococcus bacillaris* Näg. ähnlich sind, während die langen Zellen in ihrem Aussehen sich jener Art nähern, die unter dem Namen *Stichococcus fragilis* beschrieben wurde. In der Tat sind die Zellen von *Stichococcus bacillaris* aus starken Zuckerlösungen dünner und bedeutend länger. Man könnte nach diesem Resultat Zweifel hegen, ob die verschiedenen Formen von *Stichococcus*, die unter verschiedenen

Namen beschrieben wurden, tatsächlich auch verschiedenen Arten entsprechen. In unserem Falle beweist allerdings die Rückverwandlung der langen Zellen von *Stich. bacill.* in kurze Glieder nach dem Übertragen aus starken in schwache Lösungen, daß wir es mit der Gestaltsänderung der Art zu tun haben.

Die Entwicklung von *Stich. bacill.* in starken Zuckerlösungen ist zugleich mit Chlorophyllbildung, am Lichte sowohl wie auch im Dunkeln, verbunden. In dieser Beziehung sprechen meine Versuche gegen Palladins Experimente mit etiolierten Blättern. Palladin hatte etiolierte Blätter auf starke Rohrzuckerlösungen (50%) gelegt, eine Ergrünung derselben am Lichte blieb jedoch aus. Daraus zog der genannte Forscher den Schluß, daß konzentrierte Zuckerlösungen, die schwer oxydierbar sind, die Chlorophyllbildung stören. Wie meine Versuche zeigen, kann dieser Schluß nicht verallgemeinert werden, jedenfalls aber ist er nicht auf die Algen übertragbar.

2. Flechtengonidien.

Ähnlich dem *Stichococcus bacillaris* zeigen auch die Gonidien aus *Xanthoria parietina* auf relativ starken Konzentrationen von Nährlösungen ein gesteigertes Wachstum. Die schnellste Entwicklung geht auch bei dieser Alge in Nährlösungen vor sich, die 0,5—1% Pepton und 1—2% Glukose enthalten. In schwächeren und in stärkeren Lösungen entwickelt sich die Alge langsamer. Die oberen Konzentrationsgrenzen für die Entwicklung wurden bereits angegeben.

Es zeigte sich weiter, daß Glukose und Rohrzucker in hohem Grade die Schnelligkeit und die Üppigkeit des Wachstums begünstigen. Mit Hilfe des oben erwähnten Zählapparates habe ich die Versuchsresultate in bezug auf die Glukose etwas genauer bestimmt. Die Zellkomplexe, die sich in den Quadraten fanden, wurden nach der Zahl der Zellen in Rechnung gestellt.

Es entwickelten sich im Laufe eines Monates unter sonst gleichen Bedingungen (in runden Zahlen):

a) mit 2% Glukose: 7200000 Zellen,
b) ohne Glukose: 3000000—3500000 Zellen in 1 ccm.

In einem anderen Versuche im Laufe von 45 Tagen:

a) mit 2% Glukose: 9800000 Zellen,
b) ohne Glukose: 4800000 Zellen in 1 ccm.

Ich schließe noch eine Mitteilung über einige Versuche an, welche die Konzentrationsfrage nicht berühren. Sie betreffen den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum bei organischer Ernährung. In bezug auf diese Frage liegen in der Literatur nicht ganz übereinstimmende Resultate vor.

Wie man aus der 1. Versuchsreihe ersieht, ist das Wachstum der Alge in schwachen Konzentrationen im Dunkeln ein bedeutend geringeres als im Lichte. Die Versuche in dieser Richtung mit stärkerer Konzentration, wie ich sie gewöhnlich benutzte (1% Pepton + 2% Glukose + nötige anorg. Salze) haben folgendes Resultat ergeben:

Es entwickelten sich im Laufe von 35 Tagen:

a) im Lichte: 7800000—8600000 Zellen,

b) im Dunkeln: 5700000—6400000 Zellen in 1 ccm.

Weitere Versuche beziehen sich noch auf den Nährwert verschiedener Stickstoffquellen. Es wurde eine Grundnährlösung von folgender Zusammensetzung verwendet:

KH_2PO_4 . . . . 0,3 %,
$MgSO_4$ . . . . . 0,1 „
$CaCl_2$ . . . . . 0,05 „
$FeSO_4$ . . . . . Spur.

Dieser Lösung wurde also kein Zucker zugefügt. Zu der Grundlösung gab ich die zu prüfenden Stickstoffverbindungen hinzu, nämlich je:

a) Pepton „Witte“ 1%
b) Glykokoll [$CH_2(NH_2)$ — CO . OH] . . . 1 „
c) Asparagin [$C_2H_3(NH_2)(CO . NH_2)(CO_2H)$ 1 „
d) $(NH_4)_2SO_4$ . . . . 1 „
e) NH_4NO_3 . . . . 1 „
f) $NaNO_3$ . . . . 1 „

Die Kulturkölbchen standen am Lichte bei CO_2-Zutritt. Zimmertemperatur. Versuchsdauer 45 Tage.

Am Schlusse dieser Versuchsreihe ließen sich folgende Resultate feststellen:

a) Pepton: 3500000—4200000 Zellen.
Zellen groß (bis 18 μ im Durchschn.).

b) Glykokoll: 3200000—3800000 Zellen.
Zellen kleiner (bis 15 μ im Durchschn.).

c) Asparagin: 2400000—2800000 Zellen,
d) $(NH_4)_2SO_4$: 1500000—1800000 „
e) NH_4NO_3: 1600000—1800000 „ und
f) $NaNO_3$: 1200000—1240000 „ in 1 ccm.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die Flechtengonidien sich ohne Zucker relativ gut zu entwickeln vermögen, indem sie unter dieser Bedingung ihren Kohlenstoffbedarf ausschließlich aus der CO_2 der Luft decken. Was die Versuche mit verschiedenen Stickstoffquellen anbetrifft, so fällt in die Augen, daß die betreffende Alge am besten bei Peptonernährung gedeiht und wahrscheinlich dieser angepaßt ist[1]). Diese deutlich hervortretende physiologische Eigenschaft beruht, wie man annehmen muß, auf dem Zusammenleben der Alge mit dem Pilze im Flechtenthallus. Ich möchte hier noch an meine Versuche (Artari, l. c.) und die neuesten Untersuchungen von Charpentier erinnern, welche gezeigt haben, daß freilebende Formen von *Chlorococcum* besser wachsen bei Gegenwart von Nitraten als bei der von Pepton. Diese letztere Tatsache bestätigt also ebenfalls die oben ausgesprochene Vermutung.

Ich will nicht behaupten, daß mit diesen Erörterungen die Frage über die Flechtensymbiose erledigt wäre. Vor allem sind noch weitere Studien in dieser Richtung und auch Beobachtungen in der Natur nötig und wünschenswert. Jedenfalls sind aber die von mir in bezug auf die Flechtentheorie konstatierten Tatsachen, die sich auf experimentelle Grundlage stützen, von großer Bedeutung.

3. *Scenedesmus.*

Ganz entgegengesetzt den oben angeführten typischen Luftalgen verhält sich *Scenedesmus caudatus.* Die Versuche mit dieser Alge zeigen, daß sie schwächere Nährlösungen ($^1/_8$ und sogar $^1/_{16}$), d. h. solche, die nur 0,125 % und 0,0625 % an Glukose und 0,0625 % und 0,03125 % der Stickstoffquelle enthalten, vorzieht. In starken Konzentrationen, die über 10 % Glukose enthalten, entwickelt sich die Alge nicht. Leider habe ich mit noch schwächeren Lösungen ($^1/_{32}$) keine Versuche angestellt. Jedoch habe ich beobachtet, daß diese Alge in gewöhnlichem destilliertem Wasser sich ganz schwach entwickelt. Die Versuchsresultate mit

---

1) In genannter Beziehung unterscheidet sich *Stichococcus bacillaris* von den Flechtengonidien. Die Form der Stickstoffquelle spielt bei dem *Stichococcus* keine so große Rolle, wie es bei den Flechtengonidien der Fall ist.

Scenedesmus caudatus sind den von Bokorny mit anderen Algen gewonnenen ähnlich. Derselbe fand, daß *Mesocarpus* und *Spirogyra* auch in ganz schwachen Nährlösungen sich zu entwickeln imstande sind.

Über weitere Details gedenke ich nächstens in einer ausführlicheren Mitteilung zu berichten.

Moskau, Botan. Laboratorium der Kaiserl. Techn. Hochschule.

Literatur-Verzeichnis.

Artari, A., Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen. Berichte d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XX, Heft 3, 1902.

Bokorny, Th., Grenze der wirksamen Verdünnung von Nährstoffen bei Algen und Pilzen. Biol. Zentralbl., Bd. XVII, No. 12, 1897.

Bruhne, K., *Hormodendron Hordei.* Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen. Herausgeg. von W. Zopf, 4. Heft, 1894.

Charpentier, P. G., Alimentation azotée d'une algue, le Cystococcus humicola. Annales de l'Institut Pasteur, Tome XVII, N. 5, 1903.

Eschenhagen, F., Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen.

Famintzin, A., Die anorgan. Salze als ausgezeichnetes Hilfsmittel zum Studium der Entwicklungsgeschichte der niederen Pflanzenformen. Melanges biol. de l'Acad. Imper. des sc. de St. Petersbourg, T. XIII, 1871.

Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen u. Pilzen. Jena 1896.

Krüger, W., Beitr. zur Kenntnis der Organismen des Saftflusses (sog. Schleimflusses) der Laubbäume. Beitr. z. Physiol. u. Morphol. nied. Organ. Herausgeg. von W. Zopf, 4. Heft, 1894.

Matruchot, L., et Molliard, M., Variations de structure d'une algue verte sous l'influence du milieu nutritif. Revue génér. de Botanique, Tome XIV, 1902.

Palladin, W., Einfluß der Konzentration der Lösungen auf die Chlorophyllbildung in etiolierten Blättern. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XX, Heft 5, 1902.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Auflage, Leipzig 1897.

Richter, A., Über die Anpassung d. Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen. München 1892.



Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band XL.

Seite

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Namen- und Sachregister von Band XXXI—XL.

bearbeitet

von

Dr. Rudolf Giessler.
Kustos am botanischen Institut zu Leipzig.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1904



Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

Autorenregister.

Sachregister.

A.

B.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I.

J.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Y.

Z.

